

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ****УДК 591.9:574.587(265.5)****В.П. Шунтов, И.В. Волвенко\***

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**ДОПОЛНЕНИЯ К ГЕНЕРАЛИЗОВАННЫМ КОЛИЧЕСТВЕННЫМ  
ОЦЕНКАМ МАКРОФАУНЫ БЕНТАЛИ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ  
МОРЯХ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА.  
СООБЩЕНИЕ 1. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ  
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ РЫБ**

Обобщается многолетняя информация по среднемноголетней биомассе основных таксонов донных и придонных рыб на шельфе и свале глубин до 2025 м в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. Среднемноголетняя биомасса рыб в бентали без пелагических видов определена в 9,8 млн т, из которых на долю Охотского моря пришлось 60,2 %, Берингова — 20,4 %, Японского моря и прикамчатских океанических вод — по 4,1 %, прикурильских океанических вод — 11,2 %. Приводятся также схемы количественного распределения этих групп рыб в пелагиали. Показано, что даже сугубо донные рыбы поднимаются в толщу воды (чаще в темное время суток), молодь же большинства донных и придонных видов на ранних стадиях жизни в основном тяготеет к пелагиали, в том числе открытых вод за пределами шельфа и свала глубин. Большое значение при этом имеет разнос икры и личинок течениями. В то же время уже со стадии сеголеток молодь некоторых видов совершает целенаправленные миграции, даже против течений. Биомасса большей части видов и групп рыб находится в прямой зависимости от площади шельфа и свала глубин. Исключение представляют придонные виды, связанные со сложным (в том числе скальным) рельефом дна. Они образуют значительные скопления над крутыми материковыми и островными свалами глубин.

**Ключевые слова:** биомасса, плотность концентраций, бенталь, донные и придонные рыбы, пелагиаль.

**Shuntov V.P., Volvenko I.V.** Supplements to the generalized quantitative assessments of benthic macrofauna in the Far Eastern Seas and adjacent waters of the Pacific Ocean. Report 1. Regional features of distribution for biomass of fish // *Izv. TINRO.* — 2016. — Vol. 186. — P. 3–31.

Long-term information on mean annual biomass of the main taxa of bottom and demersal fishes on the shelf and upper continental slope (down to 2025 m) in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters is summarized. Mean annual biomass of fish in the benthic layer (without pelagic species) is estimated as  $9.8 \cdot 10^6$  t (60.2 % in the Okhotsk Sea, 20.4 % in the Bering Sea, 11.2 % in the Pacific waters at Kuril Islands, 4.1 % in the Japan Sea, and 4.1 % in the Pacific waters at Kamchatka). Schemes of these species distribution in the pelagic layers are presented, too. Even truly bottom fishes rise to the pelagic layers sometimes (mostly in the nighttime). Eggs, larvae and juveniles of many demersal and benthic species dwell mainly in

\* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: volvenko@tinro.ru.

Shuntov Vyacheslav P., D.Sc., professor, principal researcher, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Volvenko Igor V., D.Sc., principal researcher, e-mail: volvenko@tinro.ru.

the pelagic layers, transported by currents everywhere including the open waters beyond the continental shelf and slope; elder fish, from the stage of fingerlings, are able for migrations, even against stream. Biomass of the species majority is proportional to square of shelf and slope, with exception of the species associated with complicated bottom topography (rocks, canyons, guyots, etc.), in particular at steep slopes.

**Key words:** fish biomass, fish aggregation density, benthic layer, bottom fish, demersal fish, pelagic layer.

## Введение

Начиная с 1980 г. в ТИНРО-центре ежегодно осуществляются морские комплексные экспедиции, в которых с позиций экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных российских вод выполняются тотальные учеты численности и биомассы рыб и беспозвоночных так называемой «траловой» макрофауны. Накопленный таким путем огромный объем информации обобщен в двух базах данных (Волвенко, Кулик, 2011; Волвенко, 2014, 2015). Данные этих баз о составе, биомассах и плотности концентраций рыб и беспозвоночных (крупнее 1 см) в пелагиали и бентали опубликованы в 8 томах табличных региональных справочников (Макрофауна..., 2012а–в, 2014а–д).

Обобщенная количественная информация по пелагическим и донным сообществам позволила ранжировать различные морские и океанические районы дальневосточных российских вод по величине биомассы и плотности концентраций биоты (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016). Средние многолетние биомасса (млн т) и плотность концентраций (т/км<sup>2</sup>) нектона в слое пелагиали 0–1000 м составили: в океанических водах Курильских островов соответственно 27,0 и 24,0, в Охотском море — 32,0 и 21,0, в Беринговом море (российские воды) — 11,2 и 16,0, в океанических водах Камчатки — 7,2 и 14,0, в Японском море — 3,7 и 9,0. В бентали (до глубины 2000 м) эти показатели составили: в океанических водах Курильских островов соответственно 2,78 и 27,10, в океанических водах Камчатки — 3,74 и 25,70, в Беринговом море — 8,19 и 24,50, в Охотском море — 22,54 и 16,50, в Японском море — 1,38 и 11,70. Также было показано, что в пелагиали без учета медуз абсолютно преобладают рыбы и кальмары. А в макрофауне бентали весовые доли рыб и кальмаров соответственно составили: в Беринговом море — 55,4 и 1,5 %, в Охотском море — 60,1 и 1,3, в Японском море — 52,4 и 14,2, в океанических водах Камчатки — 32,0 и 4,3, в океанических водах Курильских островов — 63,0 и 33,1 %.

Из общих закономерностей количественного распределения траловой макрофауны в бентали следует также отметить следующие особенности, в том числе региональные (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016). Во всех районах, кроме Охотского моря, наиболее плотные концентрации донных и придонных видов находятся в верхней части (200–500 м) свала глубин, а в Охотском море, кроме его южной части, тяготеют к шельфу. В северной части Охотского моря более низкий уровень концентраций во всех диапазонах глубин материкового склона связан с его пологостью и обширностью.

Распределение плотности концентраций рыб по глубинам в целом повторяет картину, характерную для всей макрофауны бентали, включающей в себя донных беспозвоночных. Таким образом, обширная новая информация по количественному распределению биоты в зависимости от рельефа дна подтверждает прежние выводы о том, что наиболее плотные концентрации донной и придонной макрофауны в целом тяготеют к переходной вертикальной зоне между шельфом и большими глубинами, что опосредуется через особенности вертикальной и горизонтальной циркуляции вод (Гершанович, 1966; Моисеев, 1969).

В то же время отмечено, что подобная картина количественного распределения макрофауны бентали не является универсальной для всех групп животных (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016). Что касается рыб и в определенной степени кальмаров, то на их количественных оценках в бентали донными тралами сильно сказывается присутствие в уловах пелагических видов (минтай, сельдь, мойва, корюшки и др.), которые

опускаются в придонные слои в светлое время суток. С учетом их по среднемноголетним данным биомасса рыб в бентали российских вод составила 21,8 млн т (Шунтов, Волвенко, 2015, 2016). А без них только 9,8 млн т (табл. 1).

Таблица 1

Среднемноголетняя биомасса рыб в бентали российских вод без пелагических видов  
(Шунтов, Волвенко, 2015)

Table 1

Mean annual biomass (10<sup>6</sup> t) of fish in the benthic layer of the Far Eastern waters of Russia,  
without pelagic species (Шунтов, Волвенко, 2015)

Показатель	Берингово море	Охотское море	Японское море	Камчатские океанические воды	Прикурильские океанические воды	Всего
Биомасса, млн т	2,0	5,9	0,4	0,4	1,1	9,8
Доля, %	20,4	60,2	4,1	4,1	11,2	

*Примечание.* В табл. 7 в статье В.П. Шунтова и И.В. Волвенко (2015) в аналогичной строке приводится более высокая биомасса — 11,5 млн т. В данном случае она включает не только рыб, но и головоногих.

Очевидно, что для общей ориентации, а также расчетов и построения трофических схем такая дифференциация состава сообществ необходима. Тем более что при изучении сообществ Берингова и Охотского морей уже предприняты попытки экосистемного моделирования (Aydin et al., 2002; Дьяков, 2011; Радченко, 2015). При этом специалисты сталкиваются с большими трудностями, в том числе с отсутствием во многих случаях тотальных оценок по многим компонентам биоценозов. Поэтому приходится делать экспертные допущения.

В настоящих сообщениях в дополнение к ранее опубликованным нами количественным данным по крупным таксонам донной биоты приводятся более дифференцированные оценки по рыбам, а также некоторым другим беспозвоночным.

### Материалы и методы

В прежних наших обобщениях по макрофауне бентали использовались данные 32,7 тыс. тралений, выполненных по 2010 г. включительно (Макрофауна..., 2014а–д; Шунтов, Волвенко, 2015, 2016). К настоящему времени добавились данные еще нескольких экспедиций, и количество используемых для расчетов донных тралений увеличилось до 34138, а пелагических — до 26547. Впрочем, они не изменили общую картину распределения траловых станций, так как в последние годы экспедиции выполняли мониторинг состояния ресурсов донных рыб, крабов, крабоидов и других беспозвоночных только в основных промысловых районах, которым и ранее уделялось большое внимание.

Распределение пелагических и донных тралений на акватории постоянного мониторинга за прошедший период экосистемного изучения биоресурсов дальневосточных вод до 2014 г. включительно показано на рис. 1, а донных — на батиметрическом фоне на рис. 2.

Методики выполнения траловых съемок, анализа уловов и обработки количественных данных подробно описаны в региональных табличных справочниках (Макрофауна..., 2012а–в, 2014а–д). Здесь только напомним некоторые существенные моменты. Траления сопровождалось приборным контролем скорости траления, а в последние годы и параметров раскрытия тралов. Расчеты численности и биомассы выполнялись площадным методом, при этом использовались коэффициенты уловистости. В зависимости от видовой принадлежности и размеров (важным также является подвижность и поведение особей) они находились в пределах 0,01–0,75. Обобщение данных для карт проводилось по одноградусным трапециям, а для таблиц — по 48 стандартным биостатистическим районам и восьми батиметрическим диапазонам до глубины 2000 м (отдельные траления до 2025 м). В общей сложности донными тралениями была охвачена площадь около 2 млн км<sup>2</sup> (это акватория, равная двум Японским

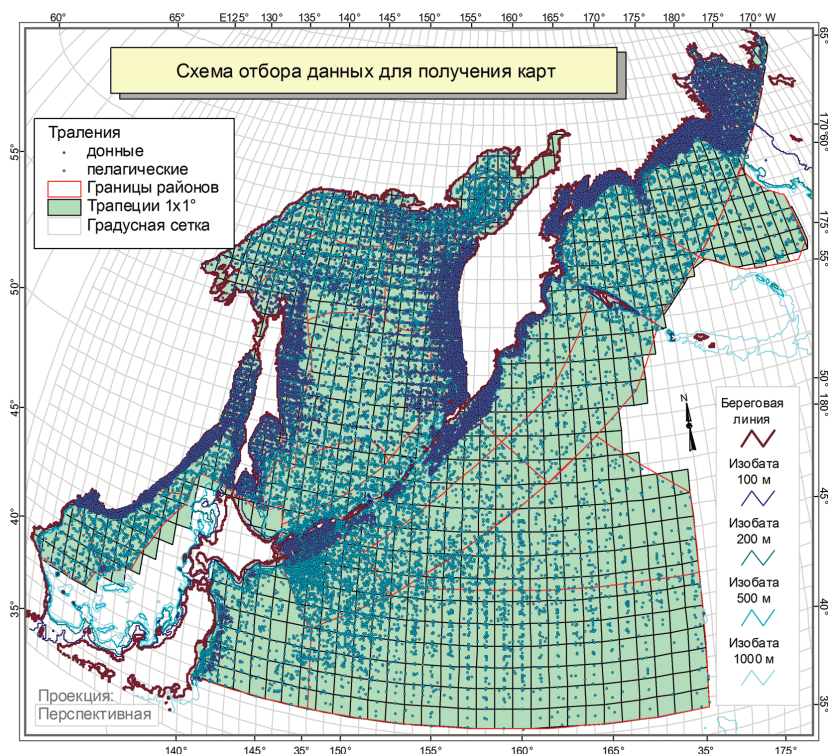


Рис. 1. Распределение пелагических и донных тралений в дальневосточных российских водах, выполненных в экспедициях ТИНРО-центра до 2014 г.

Fig. 1. Location of pelagic and bottom trawl stations in the Far Eastern waters of Russia conducted by Pacific Fisheries Research Center (TINRO) till 2014

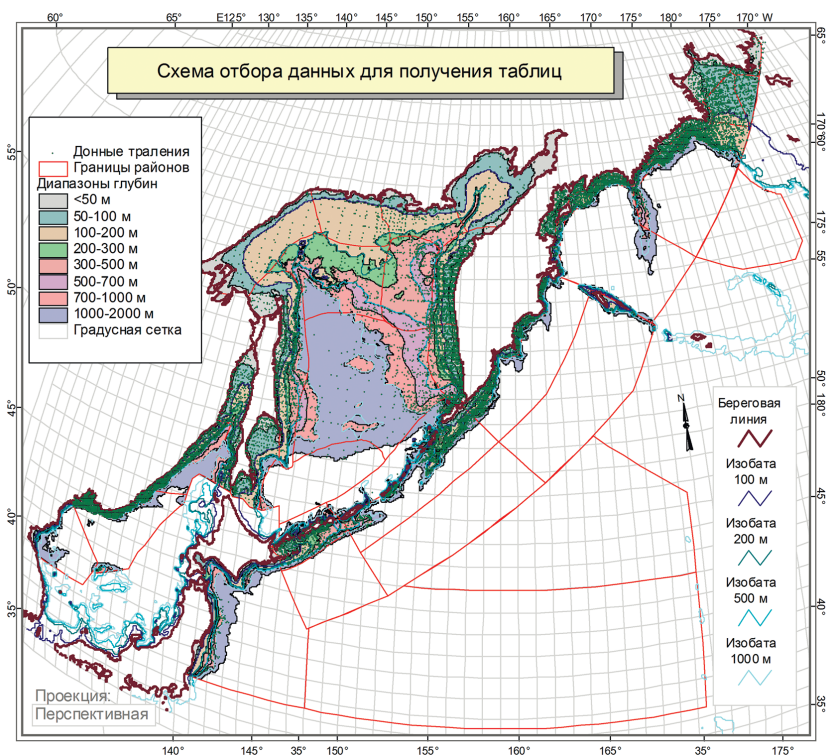


Рис. 2. Распределение донных тралений на фоне рельефа дна и границ (красные линии) биостатистических районов, выполненных в экспедициях ТИНРО-центра до 2014 г.

Fig. 2. Location of bottom trawl stations conducted by TINRO till 2014 on the background of bottom relief and borders of the biostatistical areas (red lines)



морям): Охотское море — 1374,8, Берингово море — 337,6, Японское море — 166,2, тихоокеанские воды Камчатки — 67,7, тихоокеанские воды Курильских островов — 101,2 тыс. км².

В настоящих генерализованных оценках мы использовали среднемноголетние данные по биомассам и плотности концентраций гидробионтов без учета сезонов и периодов лет. Поэтому они не претендуют на абсолютную точность. Без учета сезонности в распределении может происходить повторный учет особей на разных глубинах и в смежных районах. Однако для межрегиональных сопоставлений и широких диапазонов глубин подобные осреднения данных вполне приемлемы.

### Результаты и их обсуждение

Хорошо известно, что в донных ихтиоценах дальневосточных вод по биомассе преобладают четыре семейства: на шельфе камбаловые (Pleuronectidae), тресковые (Gadidae), рогатковые (Cottidae), а на свале глубин макрурусовые (Macrouridae). По среднемноголетним данным на их долю в целом в дальневосточных водах пришлось более 6,8 млн т (69,3 %) из 9,8 млн т (табл. 2). Наиболее многочисленной группой среди донных и придонных видов являются камбаловые, более двух третей (75,5 %) которых сосредоточено в Охотском море. Во многом это связано с обширностью здесь шельфа и свала глубин (рис. 3, 4). В Охотском море камбалы и палтусы имеют более широкое по сравнению с другими районами распространение на дне и в пелагиали. Некоторым исключением в этом смысле является только Японское море (рис. 3, б). Но в данном случае за пределами свала глубин в основном встречаются только мальки камбал (Нектон..., 2004), что является следствием разноса течениями их икры и личинок. Вообще же в пелагиали камбалы и палтусы любого размера чаще встречаются в тех же районах, где они многочисленны, — на шельфе и свале глубин. Но за пределы свала глубин может выходить и небольшое количество крупных особей. В Командорской котловине Берингова моря и за пределами свала глубин восточной Камчатки в океане, например, ловился крупный белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis*. Мечением подтверждены его миграции через глубоководные Алеутские проливы.

Таблица 2

Среднемноголетняя биомасса в бентали российских вод наиболее массовых (по массе) рыб четырех семейств

Table 2

Mean biomass ( $10^3$  t) of four the most abundant (by biomass) fish families in the benthic layer of the Far Eastern waters of Russia

Семейство	Берингово море	Охотское море	Японское море	Камчатские океанические воды	Прикурильские океанические воды	Всего
Камбаловые, тыс. т %	290,2 12,9	1693,4 75,5	159,9 7,1	68,0 3,0	33,4 1,5	2244,9
Тресковые, тыс. т %	683,0 43,7	655,4 41,9	53,2 3,4	72,8 4,7	99,2 6,3	1563,6
Рогатковые, тыс. т %	212,1 25,4	518,0 62,1	48,7 5,9	28,0 3,4	26,8 3,2	833,6
Макрурусовые, тыс. т %	484,0 22,1	1098,0 50,0	— —	119,3 5,4	493,1 22,5	2194,4
Всего, тыс. т %	1669,3 24,5	3965,8 58,3	261,8 3,9	248,1 3,7	652,5 9,6	6836,5

*Примечание.* Среди камбаловых на долю палтусов пришлось: в Беринговом море — 108,3 т, в Охотском море — 582,5, в Японском — единично, в океанических водах Камчатки — 11,4 тыс. т, в океанических водах Курильских островов — 10,0, всего — 712,2 тыс. т (31,7 %).

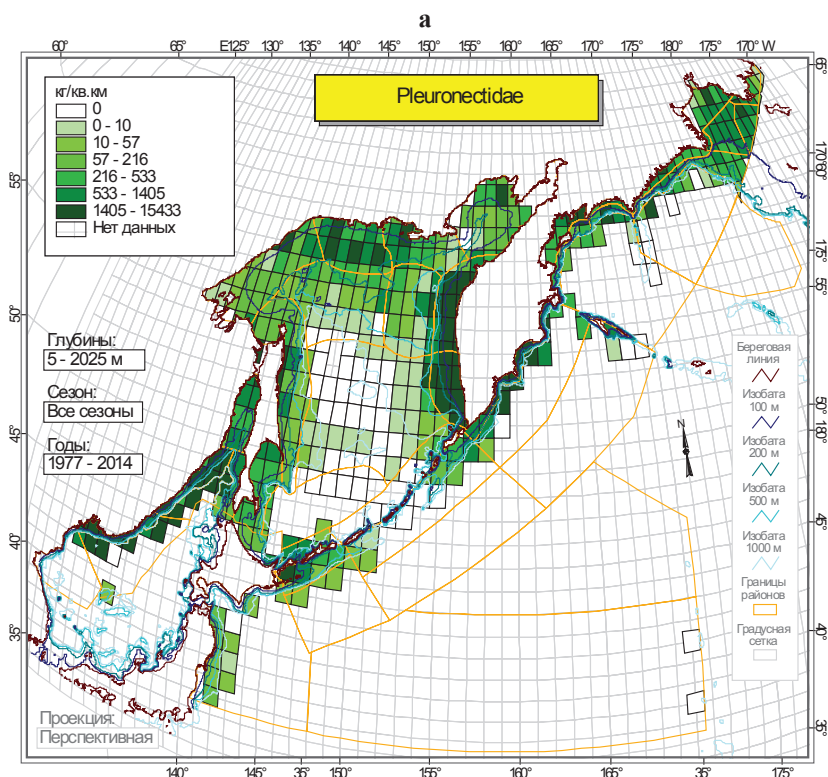


Рис. 3. Среднегодовое распределение камбал (без палтусов) в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралей

Fig. 3. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of flounders (excluding halibuts) in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)

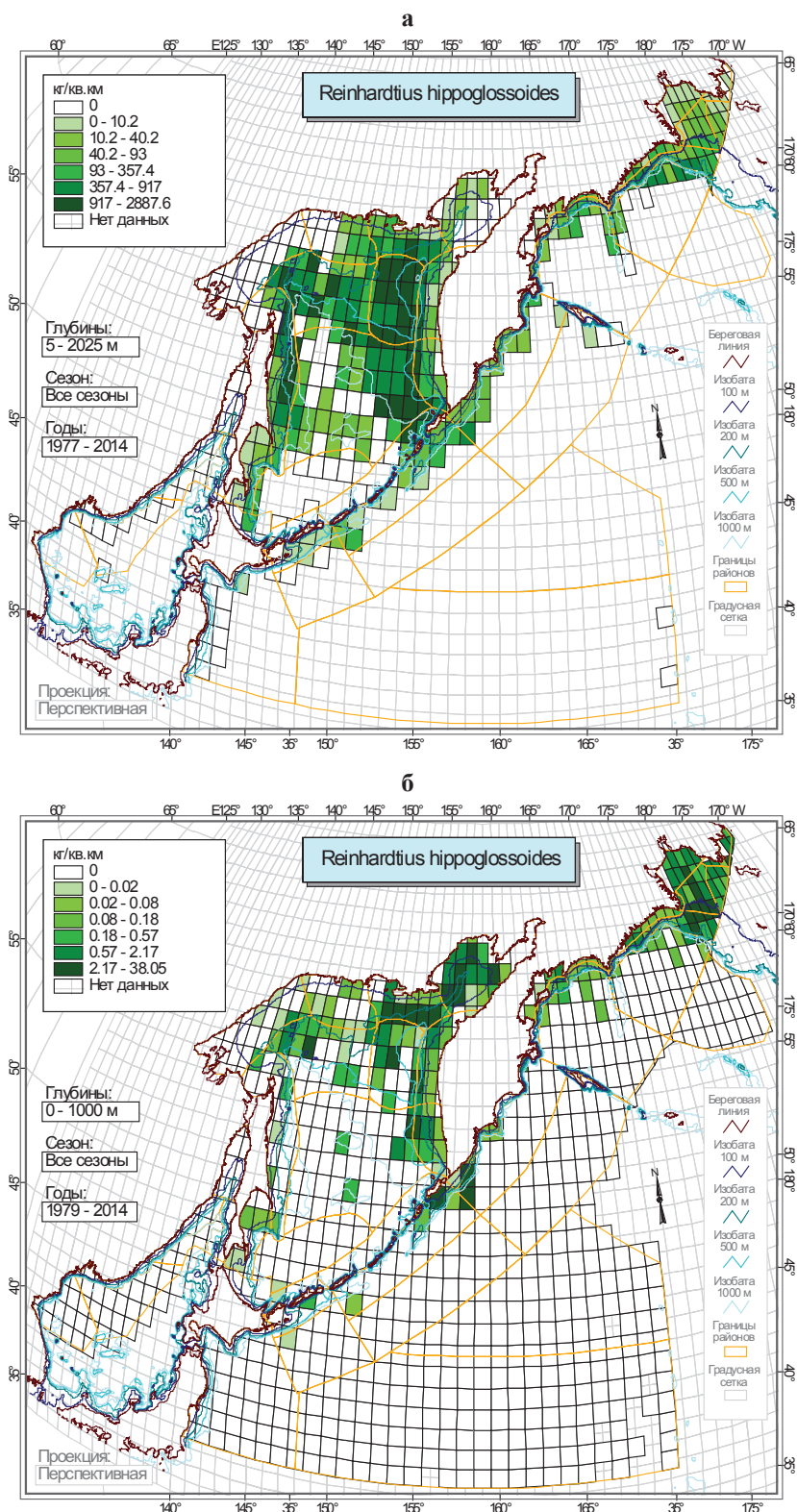


Рис. 4. Среднемноголетнее распределение черного палтуса в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 4. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of greenland halibut in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according to the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)

Особого упоминания среди других видов камбалообразных заслуживает широко распространенная сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis*, наиболее многочисленная в северной части Охотского моря, где ее биомасса может достигать нескольких первых сотен тысяч тонн. При этом привычными биотопами ее обитания являются не только дно, но и пелагиаль. К тому же количественное соотношение особей у дна и в толще воды не постоянно и временами ее даже больше учитывается в пелагиали. Не случайно, что чаще в питании сахалинской камбалы преобладает макропланктон — эвфаузииды, гиперииды и другие пелагические объекты (Чучукало, 2006).

Несколько необычный для камбал экологический профиль сахалинской лиманды (тяготение к пелагиали) не очень давно стал причиной появления неправдоподобной экологической версии о феномене кратковременной вспышки ее численности в камчатских водах Охотского моря (Кузнецов, Кузнецова, 2002). По этой версии в результате катастрофического снижения запаса минтая с 1996 г. в камчатских водах освободилась его экологическая ниша и «совершенно неожиданно» в 1998 г. ее заняла сахалинская лиманда. Цитируемые авторы исходили из распространенных в середине прошлого столетия представлений (Шорыгин, 1948; Карзинкин, 1952), которые сформировались при изучении внутренних водоемов, согласно которым так называемые сорные рыбы снижают полезную рыбопродуктивность водоема, а их промысловое изъятие улучшает условия для «полезных рыб». На Дальнем Востоке в середине прошлого столетия также широкое распространение получили представления о том, что в результате перелова камбал значительно увеличили численность «бычки» и другие непромысловые виды. Не углубляясь здесь в эту тему, только напомним, что такие выводы были опровергнуты в конце прошлого столетия данными детальных комплексных съемок ТИНРО (Благодаров, Колесова, 1985; Шунтов, 1985; Борец, 1997).

К сожалению, авторы упомянутой выше гипотезы о «внезапной» вспышке сахалинской лиманды проигнорировали конкретные данные о динамике численности и количественных оценках этого вида во многих публикациях начиная с 1980-х гг. В 1930–1950-е гг., судя по всему, сахалинская лиманда не имела очень высокую численность. Реальную картину для того периода сейчас восстановить невозможно. Тем более что до комплексных экспедиций ТИНРО (т.е. до 1980 г.) в камчатских водах специалисты КамчатНИРО (в то время Камчатское отделение ТИНРО) ее идентифицировали как колючую камбалу *Acanthopsetta nadeshnyi*. В большом количестве экспедиций ТИНРО было выяснено, что еще в начале 1980-х гг. сахалинская лиманда имела высокую численность, особенно в водах западной Камчатки и обширного северного шельфа Охотского моря (Благодаров, Колесова, 1985; Шунтов, 1985; Шунтов и др., 1993, 2002; Борец, 1997; Ильинский, 2007; Дьяков, 2011). Первая известная волна ее численности началась еще в 1960–1970-е гг. После пониженного уровня численности был подъем и в начале 2000-х гг. Одним словом, сахалинская лиманда является флуктуирующим видом, что в известной мере соответствует во многом пелагическому ее статусу.

Лишь немного уступают камбалам по величине биомассы в дальневосточных водах макрусуры (табл. 2), хотя их совсем нет в российских водах Японского моря\*. Примерно половина среднесуточной биомассы макрусуров пришлась на Охотское море, что связано с обширностью в этом море свала глубин (рис. 5). Наиболее многочисленный из макрусуров малоглазый *Albatrossia pectoralis*. Карты его количественного распространения во многом повторяют схему, общую для всех видов макрусуров (рис. 5). Область распространения в пелагиали этих рыб шире, чем у дна, особенно в Беринговом море и восточнокамчатских океанических водах (рис. 5). При этом характерно, что в открытых водах за пределами свала глубин они не встречаются в эпипелагиали. В мезопелагиали этих районов они обитают в рассеянном состоянии, поэтому среднесуточная плотность концентраций находится на низком уровне. В Охотском море

---

\* В Японское море в небольшом количестве встречаются только 3 вида макрусуров из южного рода *Coelorhynchus*. Недалеко от российских вод один из видов этого рода *C. japonicus* однажды был отмечен на банке Ямато (Линдберг, Легеза, 1965; Парин и др., 2014).



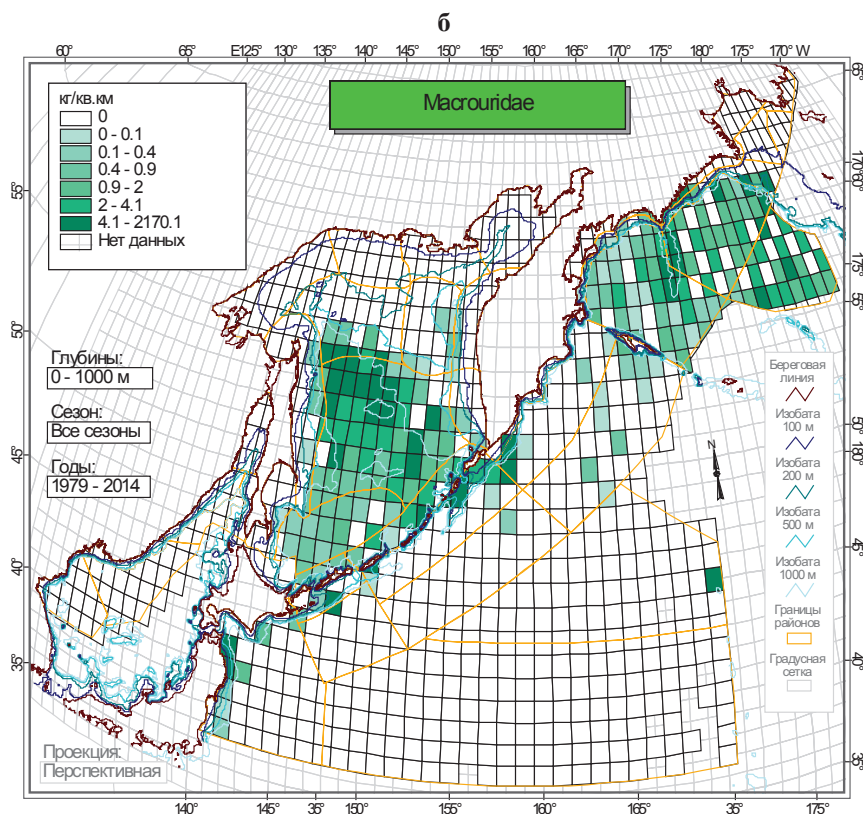
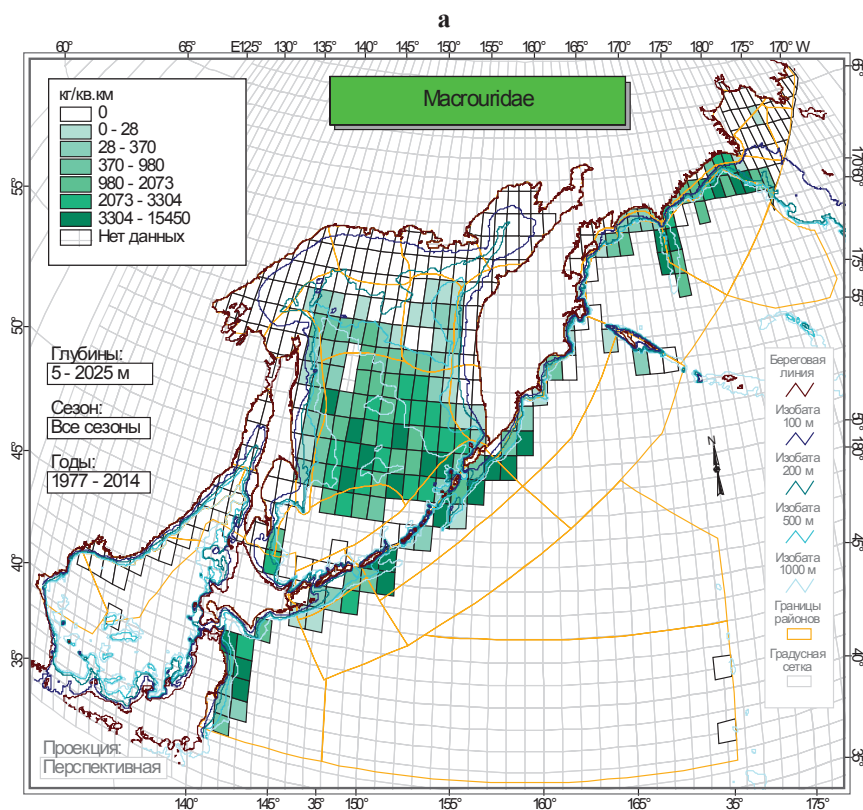


Рис. 5. Среднегодовое распределение макрусов в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 5. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of grenadiers in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)

малоглазый макрурус — 11,30–20,20, пепельный — 5,80–31,10, черный — 0,05–0,75, в Беринговом море — соответственно 29,20; 16,30–23,50; 0,80–8,0, в океанических водах Камчатки — 3,50; 1,20; 1,10 экз./км<sup>2</sup> (Макрофауна..., 2014а–в). У всех видов макрурусов в открытых водах встречаются не только молодь, но и крупные особи. За пределами дальненеритической зоны макрурусы почти не встречаются. Исключение составляют только океанические хребты и поднятия, куда они могут заноситься на ранних стадиях.

Камбалам и макрурусам несколько уступают тресковые — 1563,6 тыс. т (табл. 2), из них около 76 % пришлось на треску. Сайка в относительно небольшом количестве (24 тыс. т) встречается только на шельфе Берингова моря, а навага в донных и пелагических биотопах распространяется только до вод верхней части свала глубин. Треска в пелагиали в основном встречается также в районах ее привычного придонного обитания (рис. 6). Некоторым исключением является только глубоководная часть Берингова моря (Макрофауна..., 2014а). Здесь треска разных размеров изредка встречается в основном в эпипелагиали (в среднем по биостатистическим районам 0,01–6,40 экз./км<sup>2</sup>).

Заметно уступают трем рассмотренным группам рогатковые, хотя их среднемноголетняя биомасса также довольно значительна (833,6 тыс. т) за счет Охотского и Берингова морей (табл. 2). На дне их распределение в основном ограничивается шельфом и верхней частью свала глубин (рис. 7, а), хотя в небольшом количестве они встречаются и на глубинах более 1000 м. В пелагиали эти рыбы также наиболее часто встречаются в районах с высокими концентрациями на дне, но обычны они и за пределами свала глубин (рис. 7, б). В пелагиали над шельфом, кроме молоди, встречаются особи среднего и крупного размера. В первую очередь это получешуйные (*Hemilepidotus* spp.), шлемоносные (*Gymnocanthus* spp.), керчаки (*Myoxocephalus* spp.), триглопсы (*Triglops* spp.) и др. В открытых же глубоководных районах абсолютно преобладают мальки рогатковых. В Беринговом море среди них самые многочисленные получешуйные бычки (461–1439 экз./км<sup>2</sup>). В Охотском море они также наиболее многочисленны, но здесь их концентрации на порядок меньше. Наиболее высокие концентрации мальков получешуйных бычков наблюдаются в открытых океанических водах Камчатки (3184–4452 экз./км<sup>2</sup>) (Макрофауна..., 2014а–в).

В данном случае в составе семейства Cottidae рассматриваются и психролотовые (мягкие) бычки. Именно они (в основном *Malococotus* spp.) преобладают в эпипелагиали и мезопелагиали открытых вод Японского моря (Нектон..., 2004), а также в мезопелагиали Охотского и Берингова морей и СЗТО (Макрофауна..., 2014а–в).

Как уже подчеркивалось выше, на долю четырех рассмотренных семейств в дальневосточных водах пришлось почти 70 % общей биомассы донных и придонных видов рыб. По соотношению этих групп в каждом большом районе, по-видимому, их можно классифицировать следующим образом. Берингово море: тресково-макрурусо-камбальный водоем; Охотское море: камбально-макрурусо-тресковый водоем; Японское море: камбально-тресково-рогатковый водоем; камчатские и курильские океанические воды: макрурусо-тресково-камбальные водоемы. Как видно, Берингово и Охотское моря различаются тем, что в первом тресковые на первом месте, а во втором — на последнем, а камбаловые наоборот. Если же рассматривать Берингово море в целом, т.е. с американской частью с ее большими запасами камбал, то по соотношению трех главных групп эти моря различаться не будут. Кроме того, первое место тресковых в российской части Берингова моря связано с миграциями в анадырско-наваринский район на нагул трески из восточной части моря. Это подтверждает и массовое мечение данного вида (Степаненко, 1995). Японское море от остальных районов отличается присутствием в первой тройке групп рогатковых и отсутствием макрурусов.

Далее выделяются три семейства, среднемноголетняя суммарная биомасса рыб в каждом из них составляет несколько первых сотен тысяч тонн (табл. 3). Это бельдюговые (*Zoarcidae*), ромбовые скаты (*Rajidae*) и терпуговые (*Hexagrammidae*). Последнее семейство в табл. 3 представлено в основном одноперыми терпугами (*Pleurogrammus* spp.).

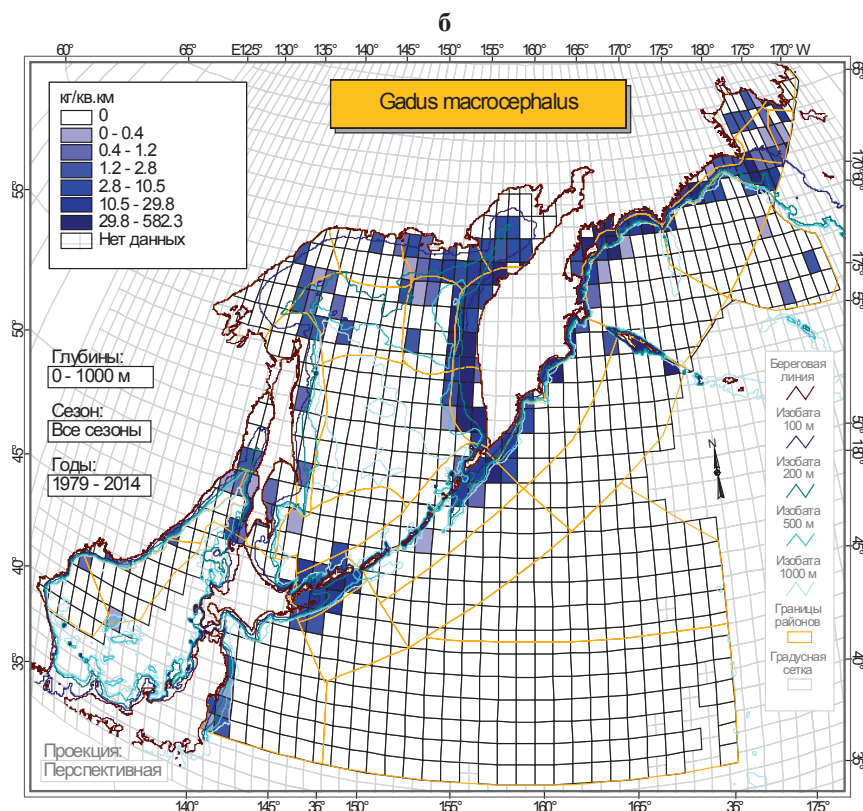
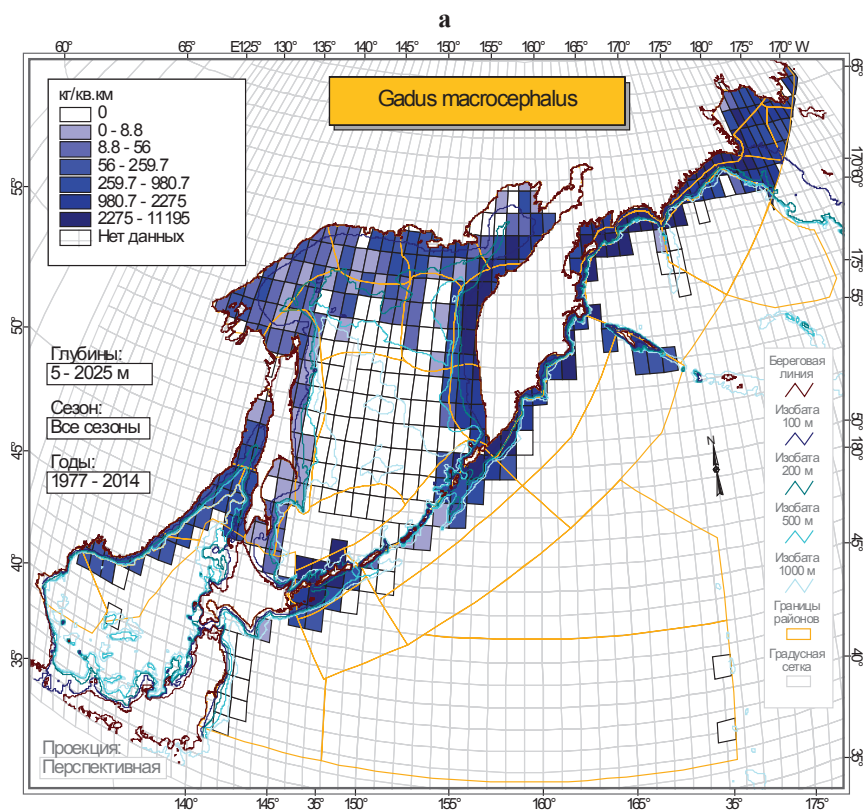


Рис. 6. Среднегодовое распределение трески в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 6. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of pacific cod in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)



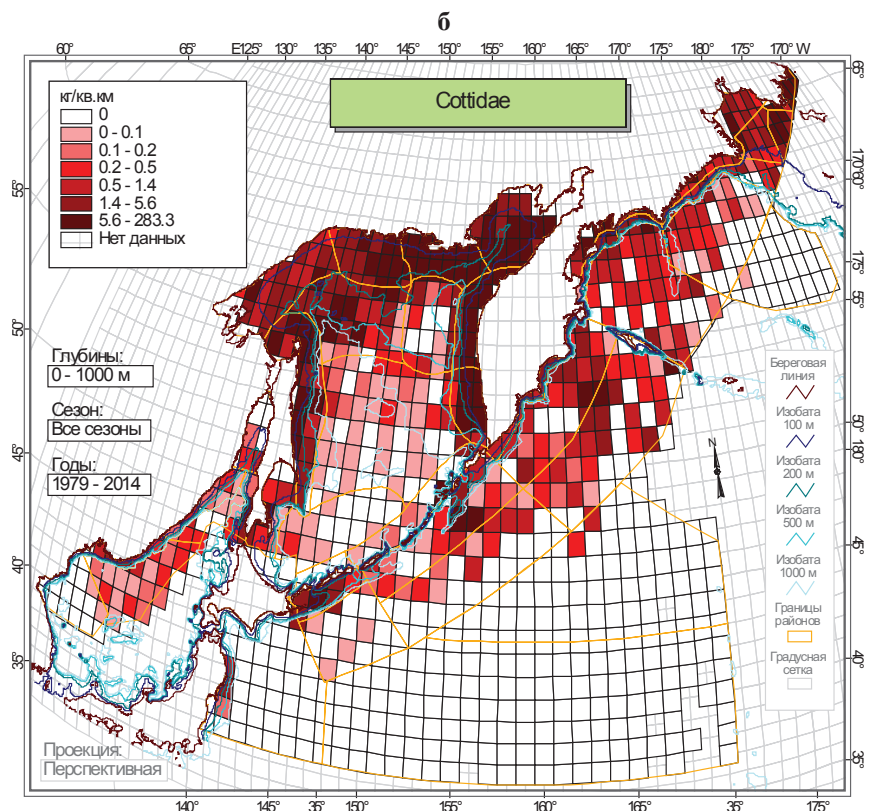
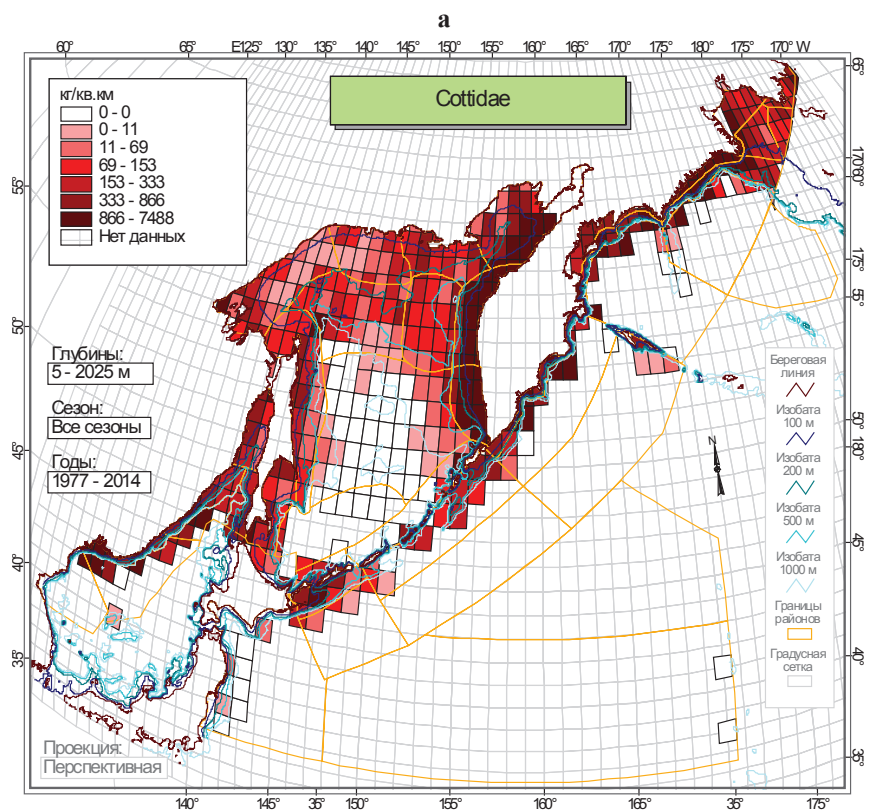


Рис. 7. Среднегодовое распределение рогозковых в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 7. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of sculpins in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)



Таблица 3

Среднегодовая биомасса в бентали дальневосточных вод бельдюговых, ромбовых скатов и терпуговых

Table 3

Mean biomass ( $10^3$  t) of Zoarcidae, Rajidae, and Hexagrammidae in the benthic layer of the Far Eastern waters of Russia

Семейство	Берингово море	Охотское море	Японское море	Камчатские океанические воды	Прикурильские океанические воды	Всего
Ромбовые скаты, тыс. т %	53,3 16,5	241,6 74,8	9,5 2,9	8,6 2,7	10,0 3,1	323,0
Бельдюговые, тыс. т %	36,5 8,9	360,9 87,9	9,6 2,3	0,6 0,1	3,2 0,8	410,8
Терпуговые, тыс. т %	2,2 0,4	154,4 27,8	57,6 10,4	13,2 2,4	328,8 59,0	556,2
Всего, тыс. т %	92,0 7,1	756,9 58,7	76,7 6,0	22,4 1,7	342,0 26,5	1290,0

Более двух третей биомассы скатов приходится на Охотское море (табл. 3), что связано с обширностью здесь свала глубин и шельфа (рис. 8). Представленную на рис. 8 картину количественного распределения скатов почти полностью повторяет самый массовый вид этой группы — щитоносный скат *Bathyraja parmifera*. Ромбовые скаты — сугубо донные обитатели, но отдельные их особи поднимаются в толщу воды. Более характерно это для северной части Охотского моря.

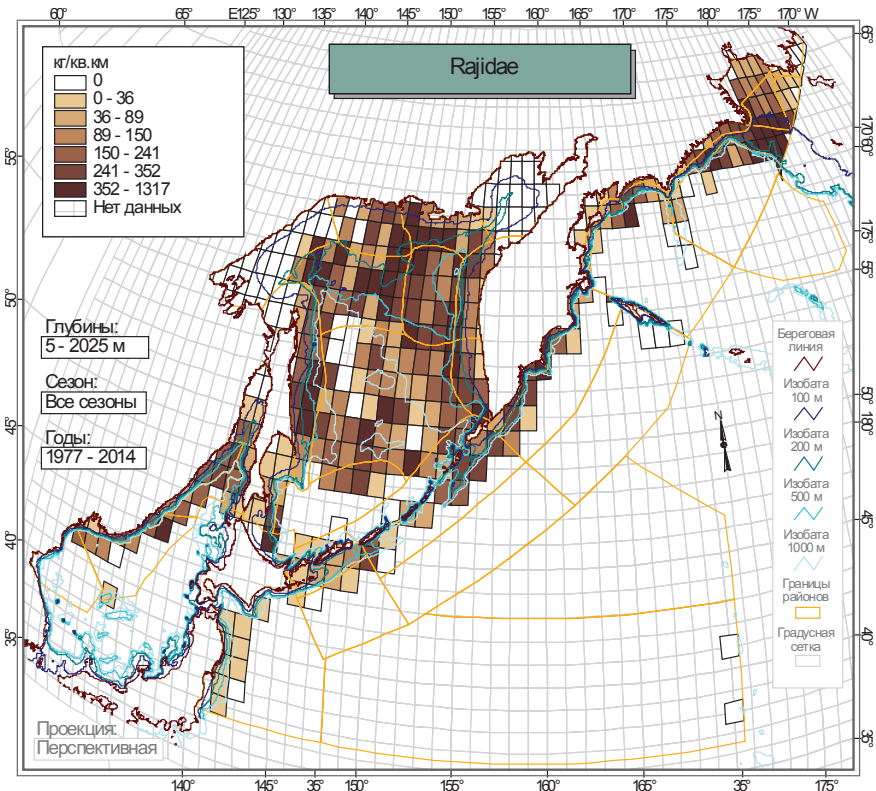


Рис. 8. Среднегодовое распределение ромбовых скатов в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных тралений

Fig. 8. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of skates in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 pelagic trawl stations

В Охотском море сосредоточена и основная биомасса бельдюговых (табл. 3), что, как и у скатов, связано с обширностью здесь свала глубин и шельфа (рис. 9, а). Значительную биомассу в этом море имеют бельдюговые и в пелагиали (рис. 9, б), где наиболее многочисленны различные слизеголовы, ликограммы, ботрокары, аллолеписы (*Bothrocara* spp., *Lycogrammoides* spp., *Bothrocarina* spp. и др.), которые обитают как в пелагиали (мезо- и эпипелагиаль), так и в донных биотопах, где создают повышенные концентрации вместе с имеющими высокую численность ликодами (*Lycodes* spp.).

В придонных и донных биотопах большая часть терпугов сосредоточена в прикурильских водах (с океанической и охотоморской сторон), а также в других районах Охотского и в Японском морях (табл. 3, рис. 10, а). По биомассе в целом преобладают одноперые терпуги: северный — в водах средних и северных Курильских островов и Камчатки (также у Командорских островов), а южный — в Японском море, на юге Охотского моря и в водах южных Курильских островов. Разительно отличается пелагическая область распространения терпугов (Мельников, 1996а, б; Мельников, Ефимкин, 2003). Она охватывает открытые воды морей и северо-западной части Тихого океана (рис. 10, б). Абсолютно над всеми видами здесь преобладают сеголетки одноперых терпугов, которые после первого летне-осеннего периода перераспределяются в воды шельфа и верхней части свала глубин. Искключительное обилие молоди северного терпуга в океанических водах южнее Командорских островов и в глубоководной части Берингова моря связано с присутствием здесь особей с нерестилищ у Алеутских островов. Широкое распространение молоди одноперых терпугов не является следствием случайного выноса с прибрежных нерестилищ на ранних стадиях развития. В данном случае логично рассматривать такое распространение как адаптацию для освоения пищевых ресурсов обширных нагульных акваторий.

Из общей биомассы донных и придонных рыб в бентали (9,8 млн т) на долю трех последних рассмотренных семейств (табл. 3; 1,29 млн т) приходится около 13,3 %.

В табл. 4 аналогичные данные по региональным биомассам приведены еще для пяти семейств. Это довольно многочисленные группы, но они значительно уступают рассмотренным выше семи семействам. Общая их биомасса составила 402,4 тыс. т (4,1 % от общей биомассы).

Таблица 4

Среднемноголетняя биомасса в бентали дальневосточных вод лисичковых, стихеевых, липаровых, круглоперовых рыб и морских окуней

Table 4

Mean biomass ( $10^3$  t) of Agonidae, Stichaeidae, Liparidae, Cyclopteridae, and Sebastidae in the benthic layer of the Far Eastern waters of Russia

Семейство	Берингово море	Охотское море	Японское море	Камчатские океанические воды	Прикурильские океанические воды	Всего
Лисичковые, тыс. т %	4,2 8,0	41,8 80,0	1,8 3,4	0,6 1,1	3,9 7,5	52,3
Стихеевые, тыс. т %	4,6 6,0	60,9 79,0	9,6 12,5	0,3 0,4	1,7 2,1	77,1
Морские окуни, тыс. т %	9,6 14,0	16,6 24,1	4,3 6,2	4,4 6,4	33,9 49,3	68,8
Липаровые, тыс. т %	18,4 11,6	121,6 77,0	4,3 2,7	3,7 2,3	10,2 6,4	158,2
Круглоперовые, тыс. т %	1,4 3,0	40,0 87,0	4,3 9,4	0,1 0,2	0,2 0,4	46,0
Всего, тыс. т %	38,2 9,5	280,9 69,8	24,3 6,0	9,1 2,3	49,9 12,4	402,4

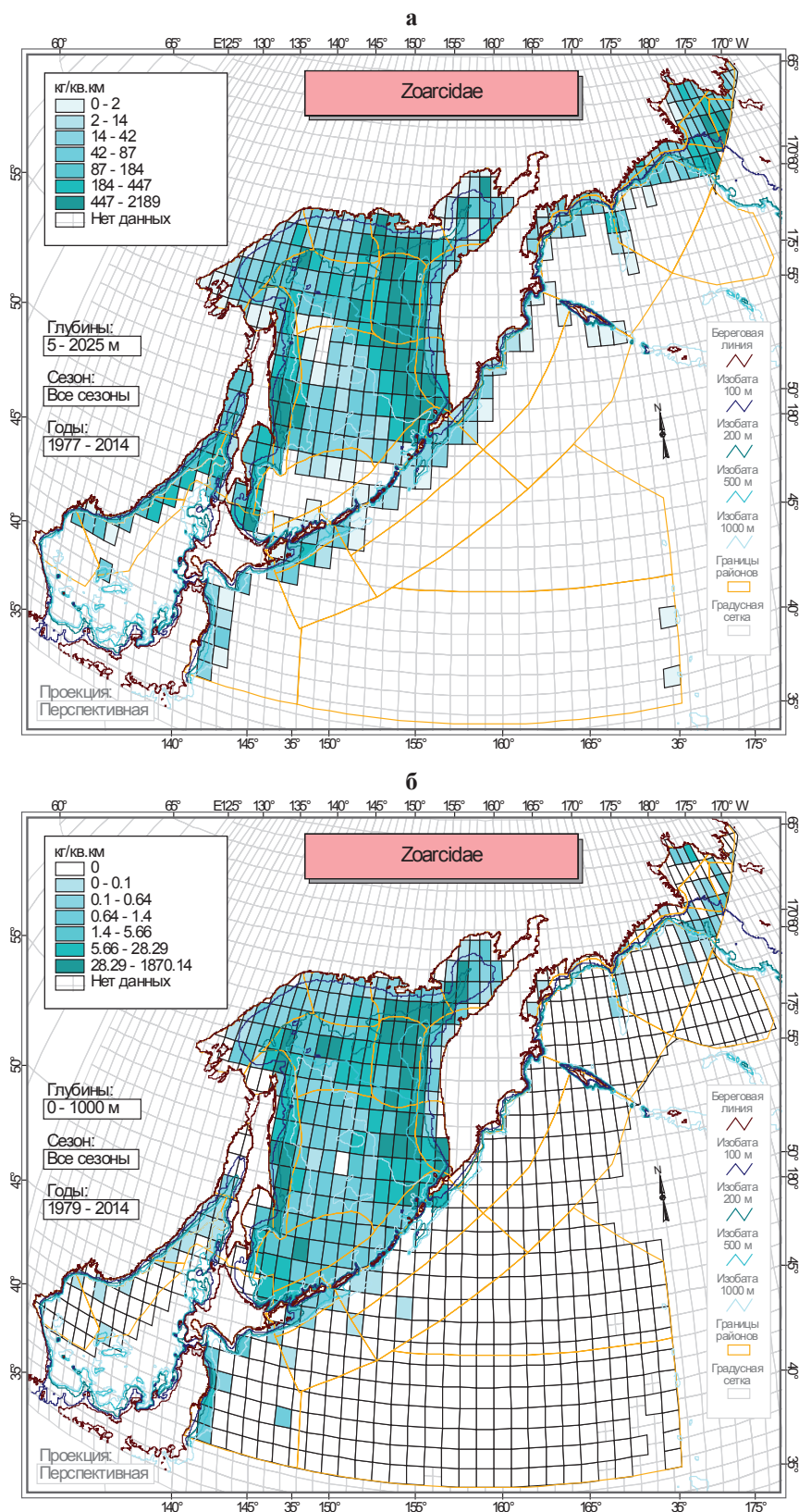


Рис. 9. Среднегодовое распределение бельдюговых в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 9. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of *Zoarcidae* in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)

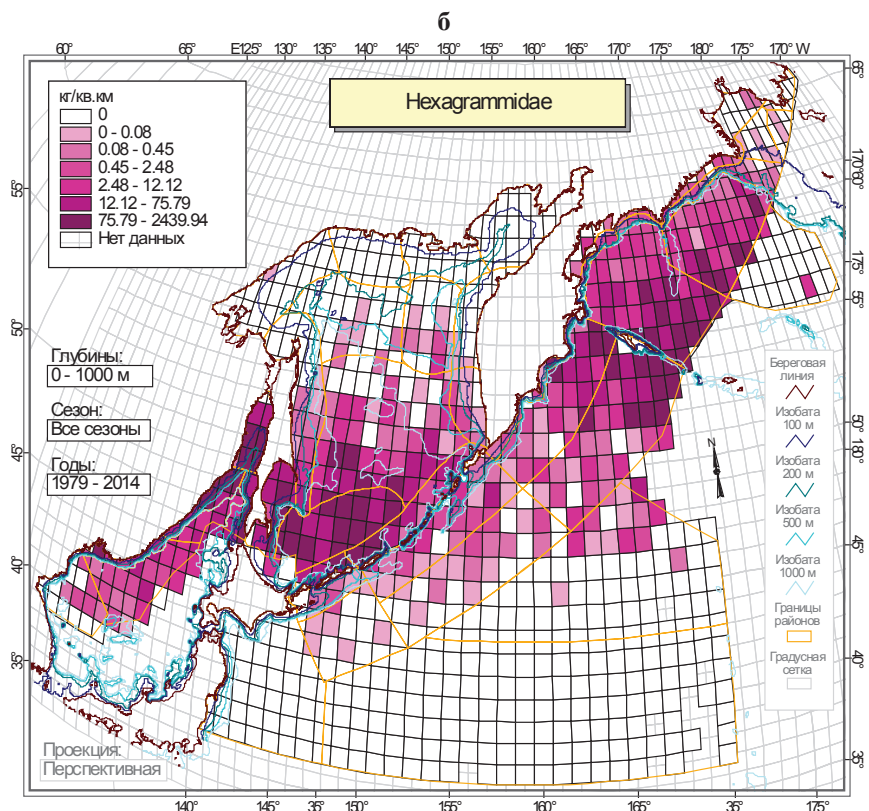
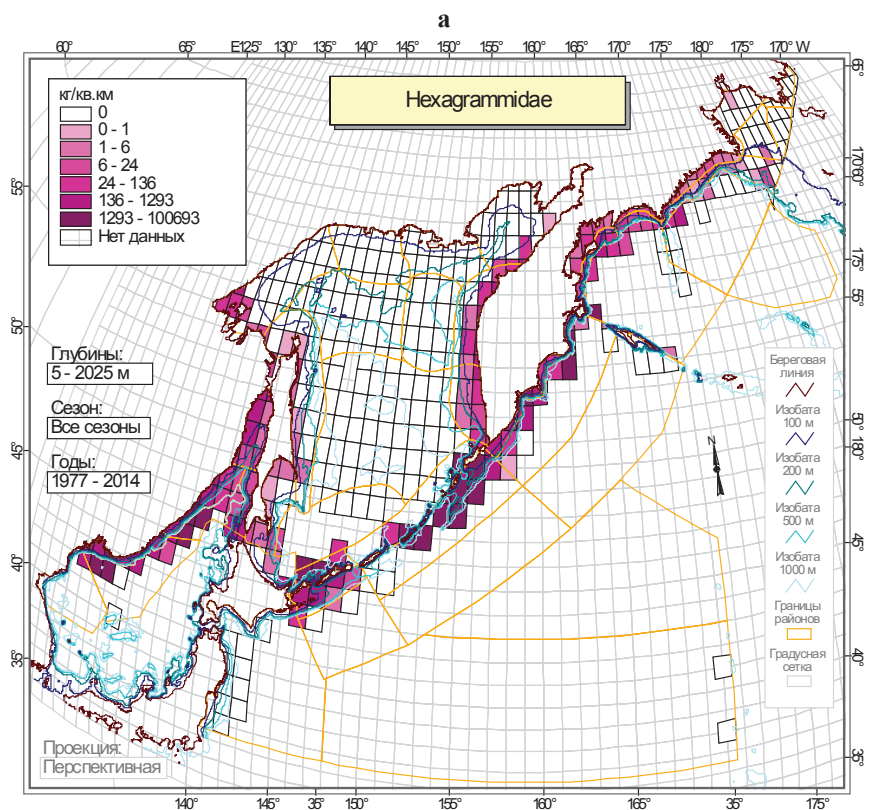


Рис. 10. Среднемноголетнее распределение терпугов в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 10. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of *Hexagrammidae* in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)



Лисички (сем. Agonidae) заметны на шельфе и свале глубин во всех районах (табл. 4, рис. 11). Хотя они являются сугубо донными рыбами, в местах привычного обитания (в основном на шельфе) часть их во всех районах в темное время суток поднимается в пелагиаль. Большая часть лисичек (80 % от общей биомассы) сосредоточена в Охотском море (табл. 4). Аналогично распределение стихеевых Stichaeidae (табл. 4, рис. 12, а). Но на ранних стадиях эти рыбы встречаются и в пелагиали открытых вод. В этом отношении в первую очередь выделяются Берингово море и океанические воды Камчатки и Командорских островов (рис. 12, б).

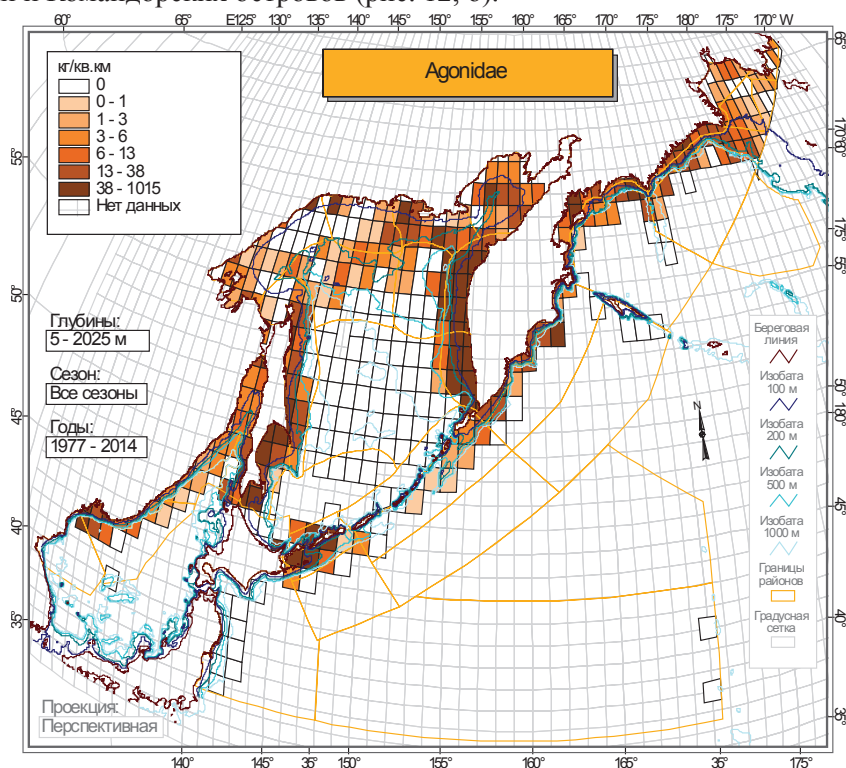


Рис. 11. Среднегодовое распределение лисичковых в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных тралений

Fig. 11. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of poachers in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations

В распределении морских окуней (Sebastidae) в первую очередь следует подчеркнуть, что почти половина их среднегодовой биомассы пришлась на прикурильские воды, а не на Охотское море, где они имеют наиболее широкое по площади распространение (табл. 4, рис. 13, а). Объясняется это тяготением большинства их видов к районам со сложным рельефом дна (в том числе скальным). В этом отношении наиболее благоприятным для их обитания являются воды Курильской гряды. Как и у стихеевых, молодь окуней обычна в открытых водах за пределами шельфа и свала глубин. В первую очередь это относится к Берингову морю, северной части Японского и крайней южной части Охотского морей (рис. 13, б). Особенно многочисленны мальки окуней в глубоководной части Берингова моря, где средняя плотность их концентраций в эпипелагиали достигает 1,2–21,6 тыс. экз./км<sup>2</sup>. В других районах они обычны, но плотность концентраций ниже на 1–2 порядка. Единично как в морях, так и в СЗТО, встречаются окуни среднего и даже крупного размеров (Нектон..., 2004; Макрофауна..., 2014а–в).

Липаровые Liparidae и круглоперовые Cyclopteridae, как и большинство рассмотренных выше семейств, наиболее многочисленны в Охотском море (табл. 4). В пелагиали липарисы встречаются в основном там же, где они многочисленны в донных биотопах (рис. 14). При этом в толще воды обитают не только молодь, но у части видов и крупные особи, в первую очередь представителей рода *Careproctus*.

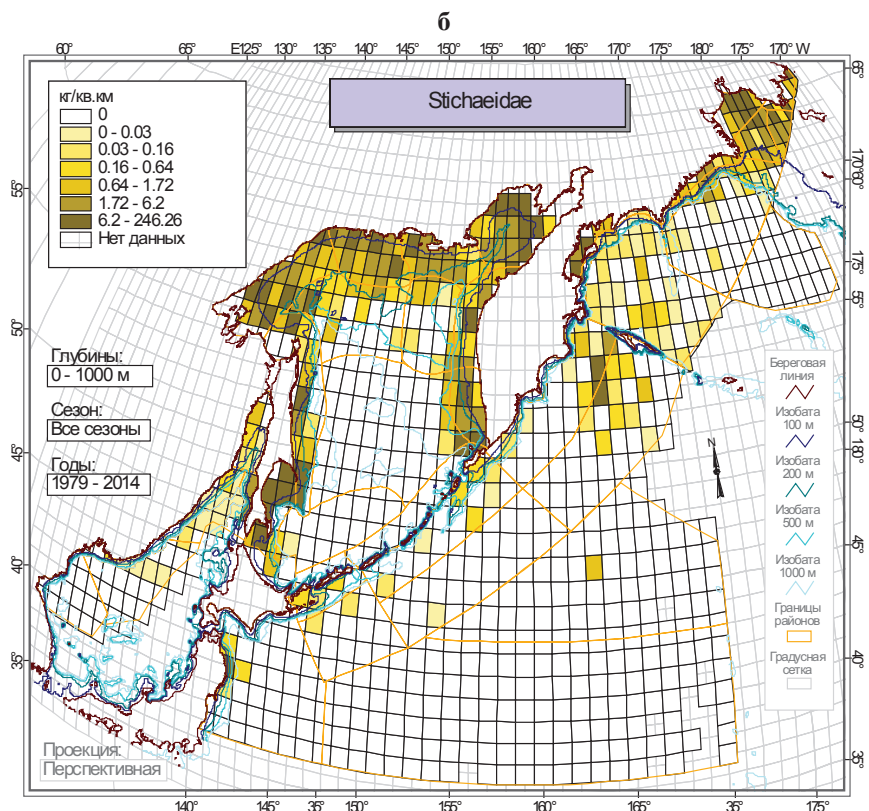
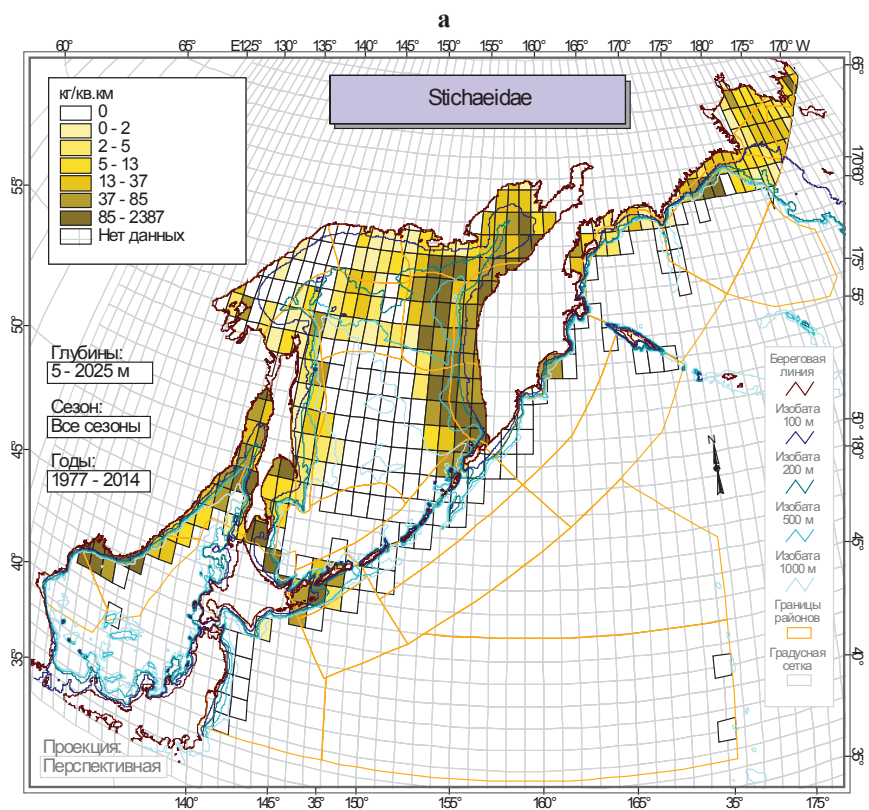


Рис. 12. Среднегодовое распределение стихеевых рыб в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 12. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of *Stichaeidae* in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)

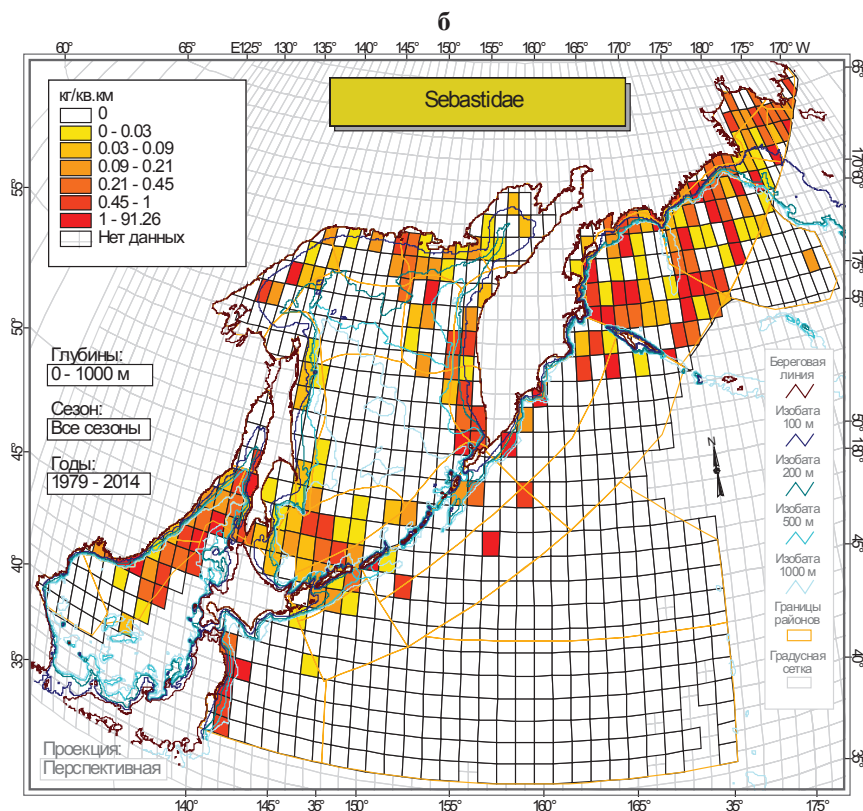
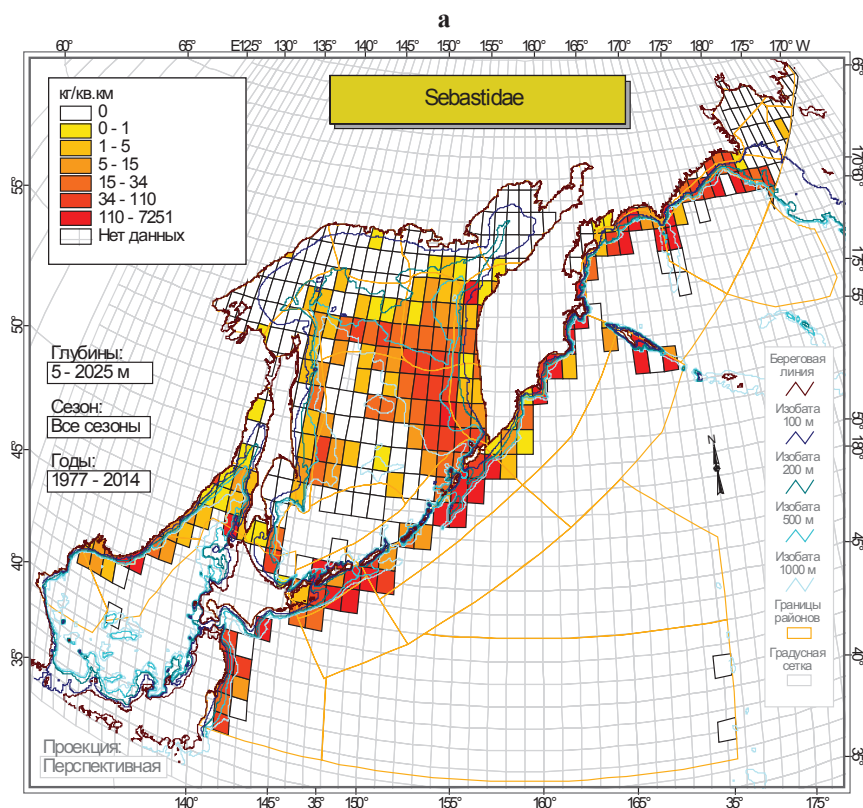


Рис. 13. Среднегодовое распределение морских окушей в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 13. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of *Sebastidae* in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)



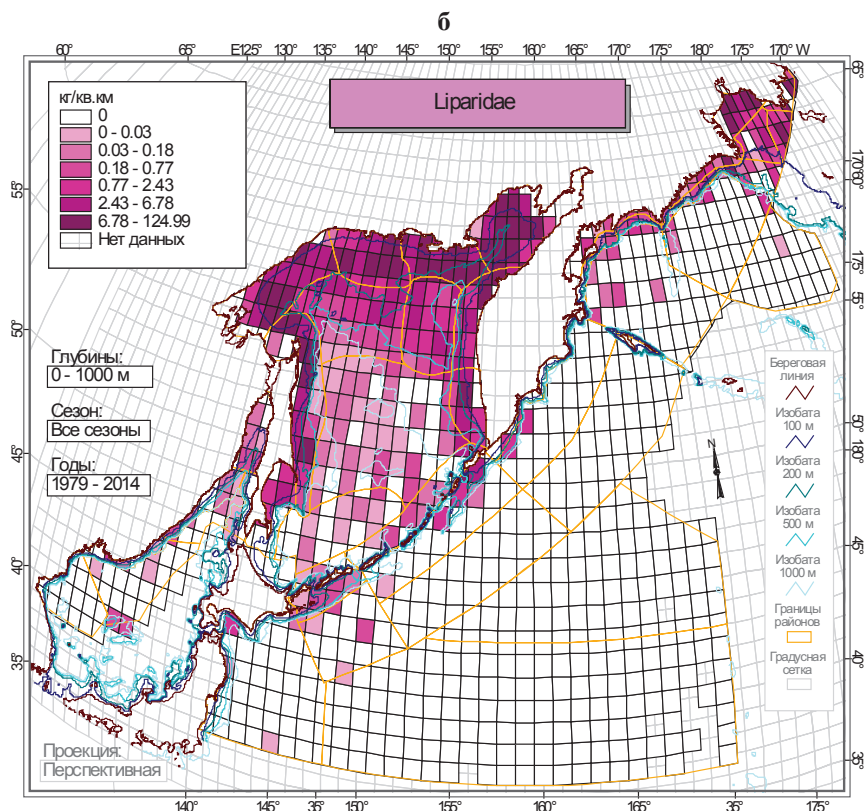
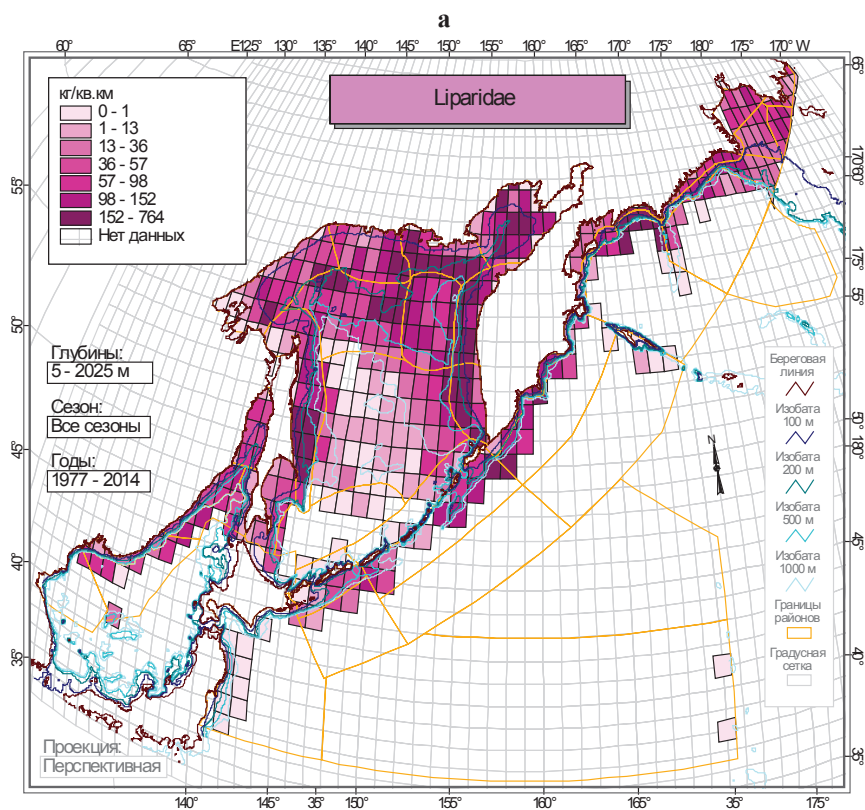


Рис. 14. Среднемноголетнее распределение липаровых в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 14. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of snailfishes in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)



Круглоперовые в пелагиали распространены гораздо шире и не только в местах донного и придонного обитания, но и в открытых водах эпи- и мезопелагиали. Наиболее заметна здесь рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus*, повсеместно представленная разноразмерными особями (рис. 15). Но встречаются здесь же и другие виды — как молодь, так и крупные особи (чаще других представители рода *Eumicrotremus*).

Суммарная среднемноголетняя биомасса 12 рассмотренных семейств рыб составила около 8,5 млн т (86,7 % от общей биомассы). Таким образом, еще примерно на такое же количество семейств остается 1,3 млн т (13,3 %). Это в первую очередь семейства моровых (Moridae), волосозубовых (Trichodontidae), батимастеровых (Bathymastritidae), маслюковых (Pholidae) и песчанковых (Ammodytidae). Из-за ограниченности места здесь приводятся схемы распределения только трех интересных в экологическом отношении видов: лемонемы *Laemonema longipes*, угольной *Anoplopoma fimbria* и тихоокеанской полярной акулы *Somniosus pacificus* (рис. 16–18).

Лемонема размножается в весенне-летнее время в водах свала глубин у восточного побережья о. Хонсю. Ее половозрелые особи совершают нагульные миграции в прикурильские воды. Ранние стадии этого вида переносятся на север течением Курисио и его северными ветвями. В дальнейшем сеголетки и разновозрастная молодь широко распространяются по глубоководной части Охотского моря, а также вдоль Курильских островов и Камчатки в Берингово море (Савин, 1998). Встречается неполовозрелая лемонема также в восточной части Берингова моря и у Алеутских островов (Савин, 1998; Mecklenburg et al., 2002). В пелагиали лемонема распространена более широко, чем в бентали (см. рис. 16), при этом характерно, что в эпипелагиали она изредка встречается только в прикурильских океанических водах. В Охотском и Беринговом морях, а также в СЗТО (за редкими исключениями) все возрастные группы лемонемы обитают в мезопелагиали и в придонных слоях свала глубин (Макрофауна..., 2012а–в, 2014б–г).

Угольная рыба, являясь представителем американской ихтиофауны, тем не менее широко распространена в приазиатских субарктических водах (Охотское и Берингово моря, СЗТО). Однако ее половозрелые особи сравнительно обычны только в западной части Берингова моря и частично у юго-восточного побережья Камчатки (Новиков, 1974; Токранов, Орлов, 2007; Афанасьев и др., 2014). Непропорционально ограниченному количеству угольной рыбы на свале глубин в западной части Берингова моря ее молодь многочисленна по всей глубоководной части этого моря (см. рис. 17). Несомненно, что значительная часть этой молодежи имеет «американское» происхождение. В Алеутской и Командорской котловинах моря ее среднемноголетние концентрации составили 7,2 и 9,6 экз./км<sup>2</sup>, а максимальные — 3047,0 и 876,0 экз./км<sup>2</sup>. В восточнокамчатских водах южнее Командорских островов среднемноголетние концентрации составили только 0,70 и 0,05 экз./км<sup>2</sup>, а максимальные — 125,0 и 12,0 экз./км<sup>2</sup>. Характерно, что в открытых водах молодь ловилась только в эпипелагиали.

Тихоокеанская полярная акула по распространению в приазиатских водах напоминает угольную рыбу. При широком распространении в целом она многочисленна только на свале глубин корякско-наваринского района. В открытых водах наиболее многочисленна в сопредельной к этому району Алеутской котловине (рис. 18). И на свале, и в открытых водах встречаются разноразмерные неполовозрелые особи. Среднемноголетняя плотность концентраций здесь составила в эпипелагиали 0,01–0,04 экз./км<sup>2</sup> (максимально 8,0–11,0 экз./км<sup>2</sup>), а в мезопелагиали — 1,20 экз./км<sup>2</sup> (максимально 57,0 экз./км<sup>2</sup>).

Не без оснований делаются выводы, что численность полярной акулы с конца прошлого столетия увеличилась, в связи с чем произошло даже ее распространение в Южное полушарие (Орлов, 1999, 2005). В то же время на большей части ее приазиатского ареала она в настоящее время имеет невысокую численность.

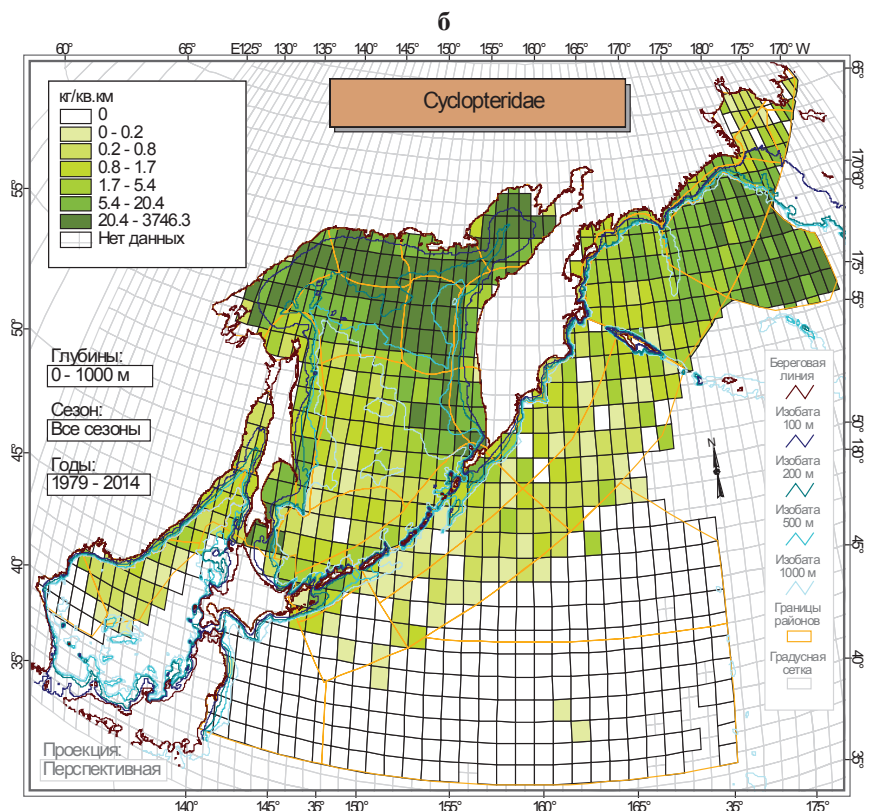
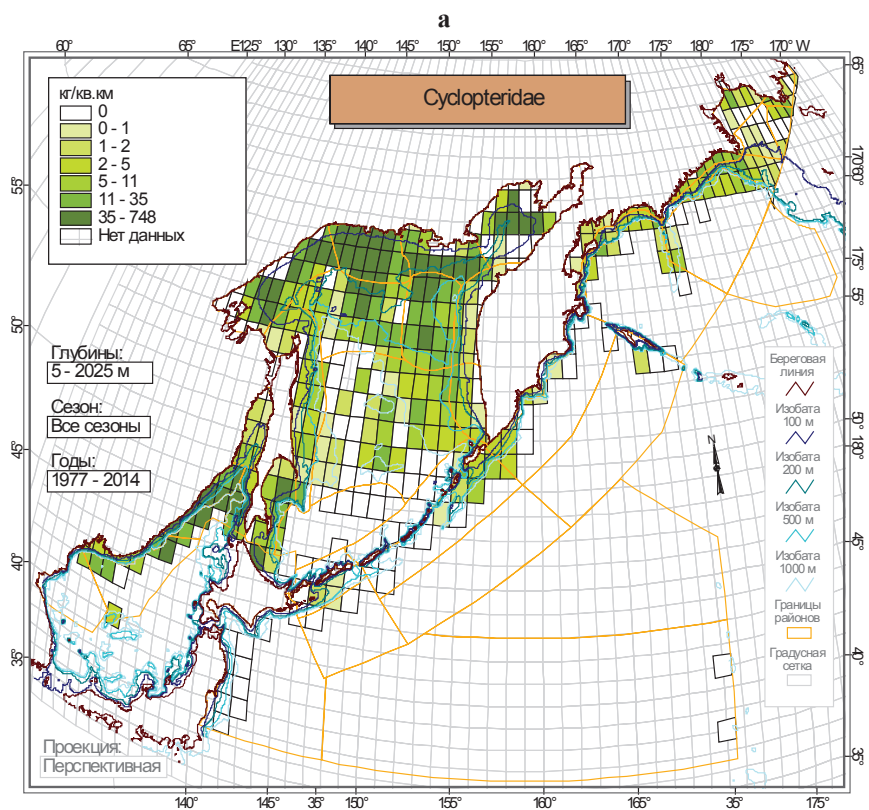


Рис. 15. Среднегодовое распределение круглоперых в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 15. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of lumpfishes in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according to the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)

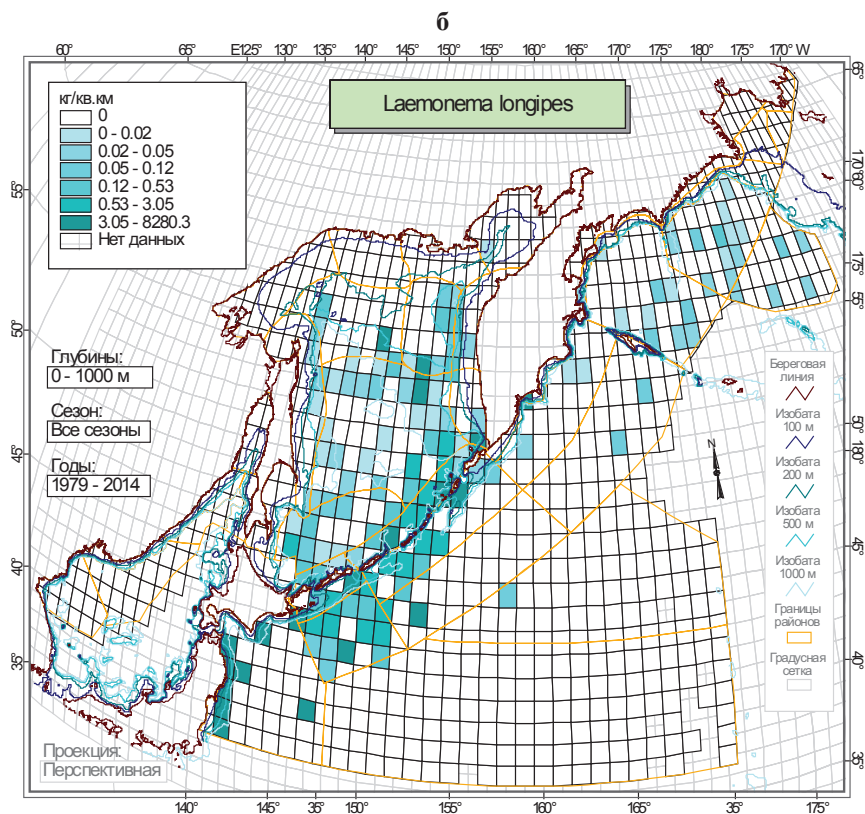
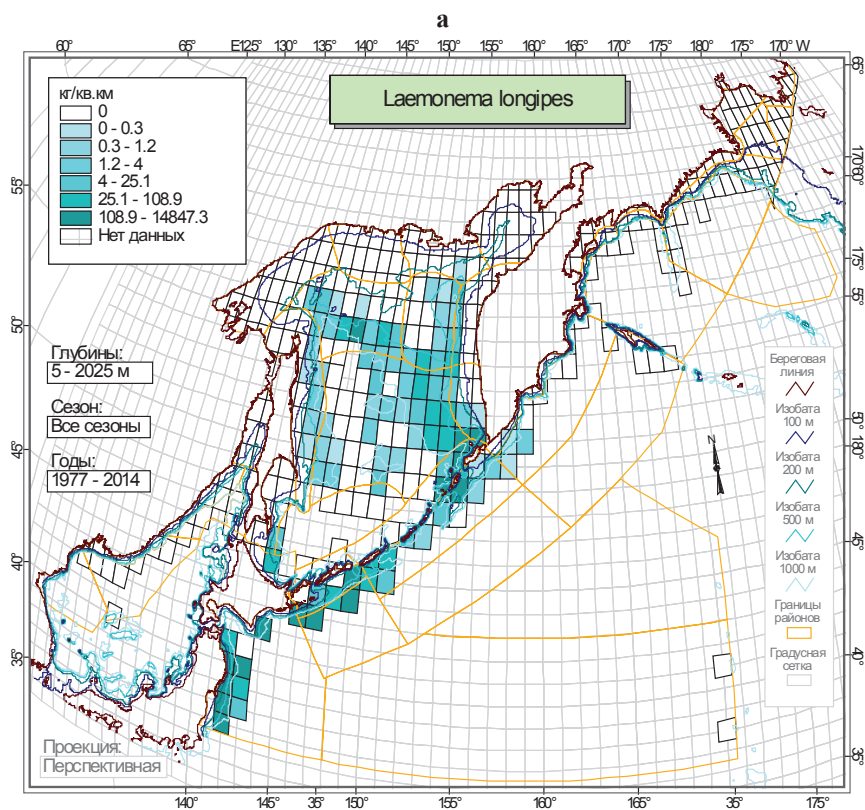


Рис. 16. Среднегодовое распределение длинноперой лемонемы в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 16. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of longfin codling in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according to the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)



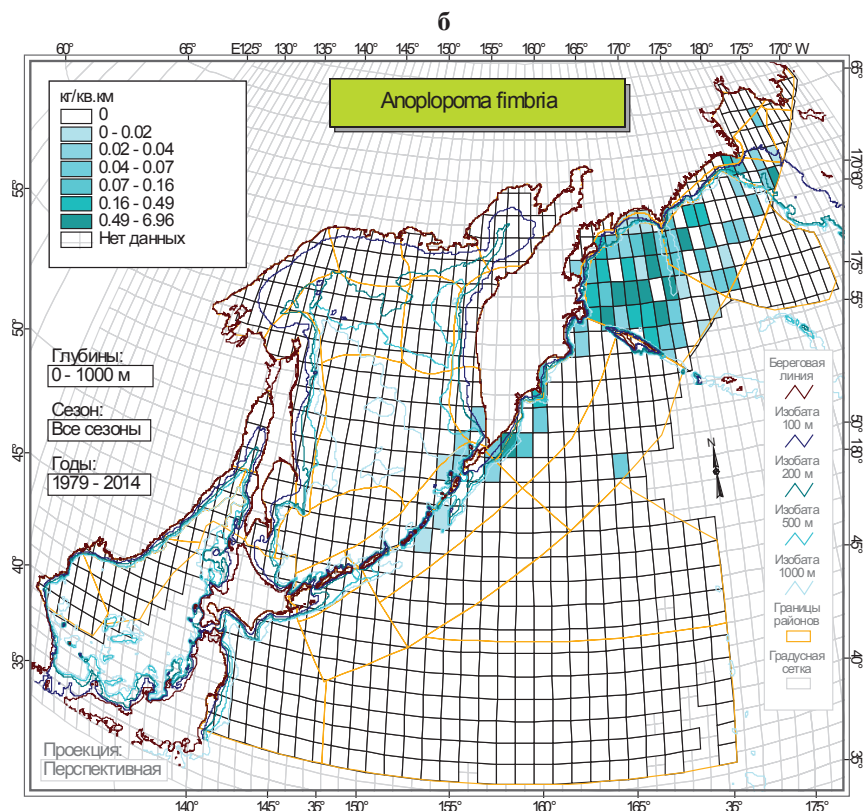
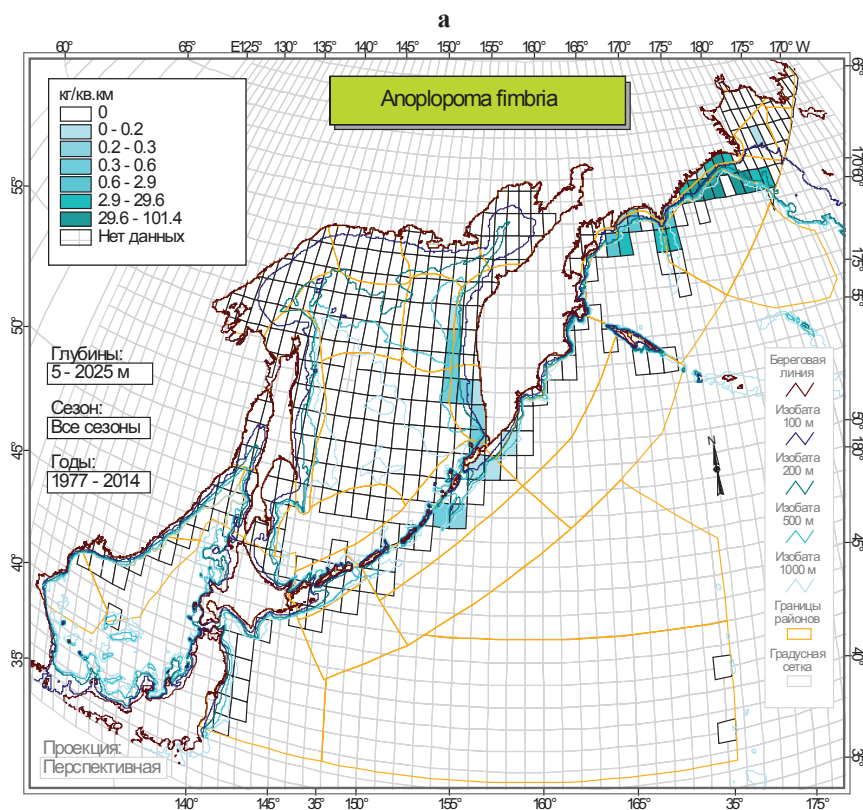


Рис. 17. Среднегодовое распределение угольной рыбы в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 17. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of black cod in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)



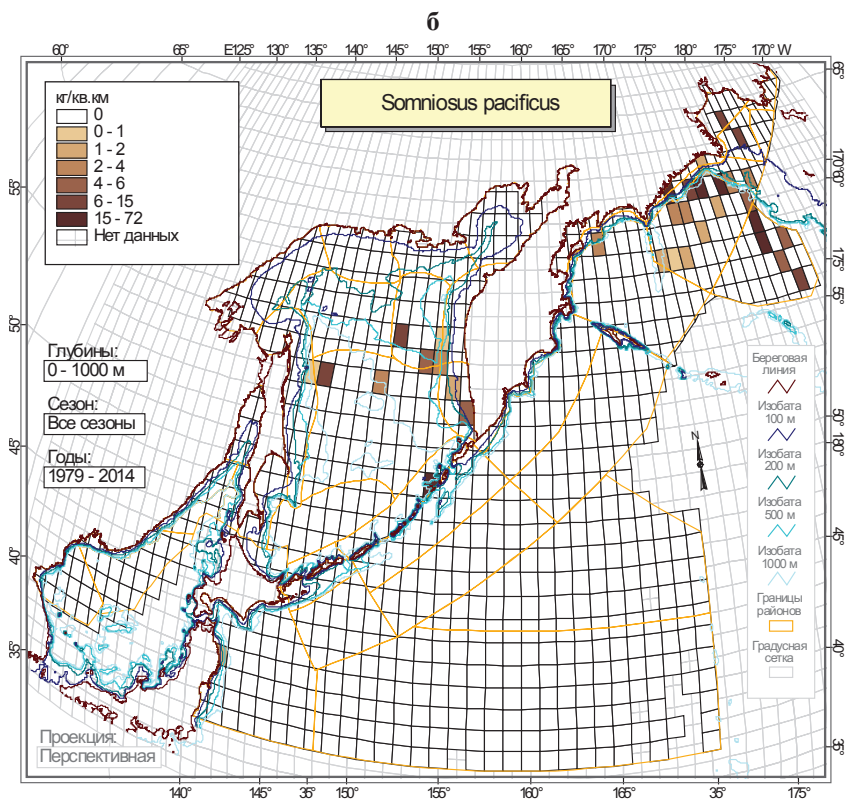
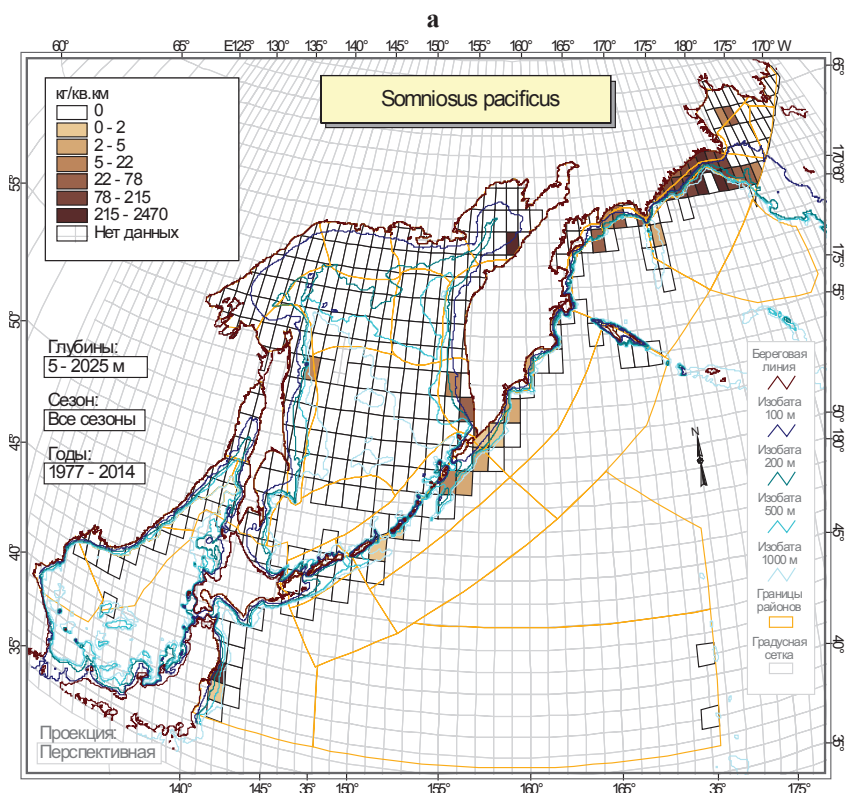


Рис. 18. Среднегодовое распределение тихоокеанской полярной акулы в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана по данным 34138 донных (а) и 26547 пелагических (б) тралений

Fig. 18. Mean distribution (kg/km<sup>2</sup>) of pacific sleeper shark in the Far Eastern Seas and adjacent Pacific waters according the data of 34138 bottom trawl stations (а) and 26547 pelagic trawl stations (б)

## Заключение

Обитание большинства видов донных животных на ранних стадиях развития (икра, личинки) в толще воды (в том числе в эпипелагиали) является общеизвестным фактом. Таким путем обеспечивается их расселение, а также попадание в биотопы, насыщенные обильной кормовой базой в виде зоопланктона. Выводы о биотопической приуроченности рыб на разных стадиях жизненного цикла, особенно донных видов, обычно делались и делаются в настоящее время на основании анализа уловов донных тралений. По этой причине недооценивается значение для их обитания пелагиали, особенно особей старше сеголеток. В этом отношении разные виды и группы рыб существенно различаются. Выше это было продемонстрировано при анализе их распределения по данным пелагических и донных тралений. В пелагические слои, обычно в темное время суток, поднимаются даже разноразмерные особи типичных донных скатов и лисичек. Но в данных случаях их пелагическое обитание в основном не выходит за пределы их донных биотопов.

В основном в пределах районов обитания на дне встречаются в пелагиали камбаловые (даже сахалинская лиманда), тресковые, липаровые, стихеевые и бельдюговые — как молодь, так и крупные особи. Но небольшая часть их молоди течениями разносится в открытые воды за пределы шельфа и свала глубин. Проникают сюда и отдельные средние и крупные особи палтусов (в основном белокорый) и треска.

За пределами свала глубин почти не встречаются макрурусы в северо-западной части Тихого океана (СЗТО). Но их много по всей глубоководной части Берингова моря. Здесь же, а также в открытых водах Японского моря относительно многочисленны окуни (в основном молодь, но в небольшом количестве средние и крупные особи). Многочисленны в открытых водах морей и СЗТО рогатковые (в основном молодь, особенно получешуйных бычков). Широко распространены в открытых водах СЗТО, Охотском и Беринговом морях разновозрастные особи лемонемы, а также круглоперовые. А большая часть молоди одноперых терпугов и угольной рыбы вообще обитает за пределами своих репродуктивных районов.

Широкое распространение рыб на ранних стадиях во многом обязано разносу их течениями. Это дало в свое время основание относить к планктону не только икру и личинок, но также молодь и мелкие виды рыб (Парин, 1968; Марти, 1980). Однако пример лучше изученных в этом отношении одноперых терпугов, угольной рыбы, лемонемы, рыбы-лягушки и некоторых других видов свидетельствует о том, что уже на стадии мальков молодь способна к целенаправленным перемещениям. Но при всех обстоятельствах молодь многих или большинства донных рыб, попадая в открытые воды, по-видимому, имеет ограниченные шансы вернуться в репродуктивный район своей группировки. Здесь она уязвима не только для хищников, но даже больше для планктоноядных рыб. Много ее, в частности, потребляют тихоокеанские лососи как в СЗТО, так и в морях.

Кроме того, широкое распространение в пелагиали молоди рыб способствует перемешиванию различных группировок, в том числе популяционных и, конечно, при благоприятных условиях приводит к расширению ареалов (или их пульсациям). Уже несколько десятков лет в связи с этим обсуждается тема о механизмах и путях обмена американской и азиатской бореальными ихтиофаунами. При этом большое значение придавалось и придается генеральным течениям и так называемым орографическим границам, или «мостам», — свалу глубин центральной части Берингова моря и Алеутско-Командорской гряде. И в том, и в другом случаях преобладающими являются течения с востока на запад (Новиков, 1974; Кодолов и др., 1991; Орлов, Мухаметов, 2001; Мухаметов, Орлов, 2002). Не вдаваясь в детали обсуждения данной темы, заметим, что достаточно взглянуть на схемы пелагического распространения разных групп и видов (терпуги, угольная, круглоперовые, рогатковые, морские окуни, макрурусы), чтобы увидеть их непрерывное распределение (в основном это молодь) по всей глубоководной части Берингова моря. Поэтому нет необходимости выделять направления перемещений только по относительно узким миграционным путям. Хотя

нельзя отрицать миграции части особей и по упомянутым выше «мостам». Не следует во всех случаях абсолютизировать и роль течений. Об этом свидетельствует хотя бы факт проникновения азиатских видов в американскую часть субарктической Пацифики против генеральных потоков течений. Наглядный пример в этом смысле представляет размножающаяся в водах Японии лемонема, молодь которой регулярно распространяется против течений в Охотское и Берингово моря, а также в район Алеутских островов.

В комментариях к приведенным выше таблицам количественного распределения донных (в первую очередь) и придонных рыб в дальневосточных морях и двух районах СЗТО подчеркнуто, что у большей части видов и групп биомасса находится в зависимости от площади шельфа и свала глубин. Исключение в этом смысле представляют придонные виды, тяготеющие к сложным рельефам дна и крутым свалам глубин. Более подробно особенности количественного распределения с акцентом на плотность концентраций в разных районах и батиметрических диапазонах рассмотрены во втором сообщении данной статьи.

### Список литературы

**Афанасьев П.К., Орлов А.М., Новиков Р.Н.** Сравнительная характеристика угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в уловах пассивных и активных орудий лова в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 2014. — Т. 54, № 2. — С. 168–187.

**Благодаров А.И., Колесова Н.Г.** Изменения в составе уловов донных рыб на шельфе западного побережья Камчатки в условиях интенсивного промысла // Вопр. ихтиол. — 1985. — Т. 25. — С. 590–596.

**Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.

**Волвенко И.В.** Информационное обеспечение комплексных исследований биоресурсов северо-западной Пацифики. Часть 2. Базы данных, базы знаний, автоматизированные рабочие места // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 157. — С. 71–99.

**Волвенко И.В.** Новая база данных донных траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1977–2010 гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 3–24.

**Волвенко И.В., Кулик В.В.** Обновленная и дополненная база данных пелагических траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1979–2009 гг. // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 3–26.

**Гершанович Д.Е.** О принципах классификации шельфовой зоны // Тр. ВНИРО. — 1966. — Т. 60. — С. 79–87.

**Дьяков Ю.П.** Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 428 с.

**Ильинский Е.Н.** Динамика состава и структуры донного ихтиоцена западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 48–55.

**Карзинкин Г.С.** Основы биологической продуктивности водоемов : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1952. — 341 с.

**Кодолов Л.С., Куликов М.Ю., Сюсина Т.И.** Особенности распространения и распределения рыб материкового склона и подводных поднятий Северной Пацифики // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. — Владивосток : ДВГУ, 1991. — С. 21–38.

**Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н.** Об изменениях в сообществе рыб Охотского моря на шельфе западной Камчатки // Тр. ВНИРО. — 2002. — Т. 141. — С. 58–65.

**Линдберг Г.У., Легеза М.И.** Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей : моногр. — М. ; Л. : Наука, 1965. — Ч. 2. — 392 с.

**Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2009** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014а. — 307 с.

**Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014б. — 803 с.

**Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014в. — 1052 с.

**Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014г. — 554 с.

**Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014д. — 748 с.

**Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012а. — 479 с.

**Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012б. — 800 с.

**Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012в. — 616 с.

**Марти Ю.Ю.** Миграции морских рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1980. — 248 с.

**Мельников И.В.** Молодь южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в эпипелагиали глубоководных районов дальневосточных морей. 1. Охотское море // Вопр. ихтиол. — 1996а. — Т. 36, № 4. — С. 454–462.

**Мельников И.В.** Молодь южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в эпипелагиали глубоководных районов дальневосточных морей. 2. Японское море // Вопр. ихтиол. — 1996б. — Т. 36, № 4. — С. 463–469.

**Мельников И.В., Ефимкин А.Я.** Молодь северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в эпипелагиали глубоководных районов северной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 4. — С. 469–482.

**Моисеев П.А.** Биологические ресурсы Мирового океана : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1969. — 338 с.

**Мухаметов И.Н., Орлов А.М.** Особенности морфологии палтусов рода *Atheresthes* тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 3. — С. 196–202.

**Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 226 с.

**Новиков Н.П.** Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 308 с.

**Орлов А.М.** Поимка особо крупной полярной акулы *Somniosus pacificus* (Squalidae) и некоторые замечания по ее экологии в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 4. — С. 558–563.

**Орлов А.М.** Тихоокеанская полярная акула: проблема для рыболовства или перспективный объект промысла // Рыб. хоз-во. — 2005. — № 3. — С. 60–62.

**Орлов А.М., Мухаметов И.Н.** Стрелозубые палтусы *Atheresthes* spp. (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) из вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. Сообщение 2. Размерный состав, биология и вероятные миграции // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 2, № 3. — С. 448–464.

**Парин Н.В.** Ихтиофауна океанской эпипелагиали : моногр. — М. : Наука, 1968. — 187 с.

**Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д.** Рыбы морей России : аннотированный каталог. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. — 733 с.

**Радченко В.И.** Характеристика экосистемы Охотского моря по результатам моделирования // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 155. — С. 79–111.

**Савин А.Б.** Биология лемонемы (*Laemonema longipes*, Moridae) северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 108–178.

**Степаненко М.А.** Распределение, поведение и численность тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в Беринговом море // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, № 1. — С. 53–59.

**Токранов А.М., Орлов А.М.** Особенности распределения и биологии угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и Северных Курил // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — Вып. 9. — С. 191–204.

**Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

**Шорыгин А.А.** Годовая динамика пищевой конкуренции рыб // Зоол. журн. — 1948. — Т. 27, вып. 1. — С. 3–13.



**Шунтов В.П.** Биологические ресурсы Охотского моря : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 224 с.

**Шунтов В.П., Волвенко И.В.** Генерализованные оценки состава, количественного распределения и биомассы макрофауны бентали на шельфе и свале глубин северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 3–22.

**Шунтов В.П., Волвенко И.В.** Сравнительный анализ обилия макрофауны пелагиали и бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 2. — С. 133–147.

**Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

**Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Волвенко И.В.** Современный статус и многолетняя динамика биологических ресурсов дальневосточной экономической зоны России // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 3–11.

**Aydin K.Y., Lapko V.V., Radchenko V.I., Livingston P.A.** A comparison of the eastern and western Bering Sea shelf and slope ecosystems through the use of mass-balance food web models : U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. — NMFS-AFSC-130. — 2002. — 78 p.

**Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.** Fishes of Alaska. — Maryland : Amer. Fish. Soc., 2002. — 1037 p.

*Поступила в редакцию 26.05.16 г.*